

SÉRIE A, N° 1532

N° D'ORDRE :

2398

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Pierre FEYEL

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES CYTOPHYSIOLOGIQUES SUR LE TUBE
URINAIRE DES VERTÉBRÉS ET DE QUELQUES
TYPES D'INVERTÉBRÉS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

29 MARS 1935

Soutenues le

1935, devant la Commission d'Examen

MM. CAULLERY. . . *Président*

WINTREBERT. . . }
GUILLIERMOND. . } *Examineurs*

PARIS

LIBRAIRIE E. LE FRANÇOIS

91, BOULEVARD ST-GERMAIN, 91

—
1935

SÉRIE A, N° 1532

N° D'ORDRE :
2398

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Pierre FEYEL

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES CYTOPHYSIOLOGIQUES SUR LE TUBE
URINAIRE DES VERTÉBRÉS ET DE QUELQUES
TYPES D'INVERTÉBRÉS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 1935, devant la Commission d'Examen

MM. CAULLERY. . .	<i>Président</i>
WINTREBERT. . .	} <i>Examineurs</i>
GUILLIERMOND. . .	

PARIS
LIBRAIRIE E. LE FRANÇOIS
91, BOULEVARD ST-GERMAIN, 91

1935

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.
Doyen C. MAURAIN, *Professeur* Physique du Globe.

<i>Professeurs honoraires...</i>	{	H. LE CHATELIER.	Léon BRILLOUIN.	AUGER.
		H. LEBESGUE.	GOURSAT.	BLAISE.
		A. FERNBACH.	WALLERANT.	DANGEARD.
		A. LEDUC.	GUILLET.	JANET.
		Émile PICARD.	PÉCHARD.	LESFIEAU.
		Rémy PERRIER.	FREUNDLER.	MARCHIS.
				MOUTON.

PROFESSEURS

G. BERTRAND.....	T	Chimie biologique.	G. BRUHAT.....	Physique.
M. CAULLERY.....	T	Zoologie (Évolution des êtres organisés).	E. DARMOIS.....	Physique.
G. URBAIN.....	T	Chimie générale.	A. DEBIERNE.....	Radioactivité.
Émile BOREL.....	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	A. DUFOUR.....	T Physique.
Jean PERRIN.....	T	Chimie physique.	L. DUNOYER.....	Optique appliquée.
H. ABRAHAM.....	T	Physique.	A. GUILLIERMOND..	T Botanique.
E. CARTAN.....	T	Géométrie supérieure.	M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.
M. MOLLIARD.....	T	Physiologie végétale.	L. JOLEAUD.....	Paléontologie
L. LAPICQUE.....	T	Physiologie générale.	ROBERT-LÉVY.....	Zoologie.
E. VESSIOT.....	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	F. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
A. COTTON.....	T	Recherches physiques.	Henri VILLAT.....	T Mécanique des fluides et applications.
J. DRACH.....	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	Ch. JACOB.....	T Géologie.
Charles FABRY.....	T	Enseignement de Physique.	P. PASCAL.....	T Chimie minérale.
Charles PÉREZ.....	T	Zoologie.	M. FRÉCHET.....	T Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
Léon BERTRAND...	T	Géologie structurale et géologie appliquée.	E. ESCLANGON.....	T Astronomie.
N***.....	T	Théories chimiques.	M ^{me} RAMART-LUCAS	Chimie organique.
P. PORTIER.....	T	Physiologie comparée.	H. BÉGHIN.....	T Mécanique physique et expérimentale.
E. RABAUD.....	T	Biologie expérimentale.	FOCH.....	Mécanique expérimentale des fluides.
M. GUICHARD.....		Chimie minérale.	PAUTHENIER.....	Physique.
Paul MONTEL.....	T	Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	De BROGLIE.....	T Théories physiques.
P. WINTREBERT...	T	Anatomie et histologie comparées.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
L. BLARINGHEM...	T	Botanique.	P. JOB.....	Chimie générale.
O. DUBOSCQ.....	T	Biologie maritime.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
G. JULIA.....	T	Application de l'Analyse à la Géométrie.	PRENANT.....	Zoologie.
C. MAUGUIN.....	T	Minéralogie.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
A. MICHEL-LÉVY...		Pétrographie.	BOHN.....	Zoologie.
H. BÉNARD.....	T	Mécanique expérimentale des fluides.	COMBES.....	Botanique.
A. DENJOY.....	T	Calcul différentiel et calcul intégral.	GARNIER.....	Calcul différentiel.
L. LUTAUD.....	T	Géographie physique et géologie dynamique.	PÉRÈS.....	Mécanique des fluides.
Eugène BLOCH.....	T	Physique théorique et physique céleste.	HACKSPILL.....	Chimie.
			LAUGIER.....	Physiologie générale.
			TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
			M. CURIE.....	Physique.
			G. RIBAUD.....	T Hautes températures.
			CHAZY.....	T Mécanique rationnelle.
			GAULT.....	Chimie.
			CROZE.....	Physique.
			DUPONT.....	Chimie.
			LANQUINE.....	Géologie.
			VALIRON.....	Mathématiques générales.

Secrétaire A. PACAUD.
Secrétaire honoraire D. TOMBECK.



PRÉFACE

Le travail que nous présentons est le résultat des recherches que nous avons poursuivies depuis notre entrée au Laboratoire d'Anatomie et d'Histologie comparées de la Sorbonne. M. le Professeur Wintrebert a bien voulu nous y accueillir, et n'a cessé, depuis lors, de nous témoigner toute sa bienveillance. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre plus vive gratitude.

Le sujet de ce travail nous a été proposé dès notre entrée au laboratoire par notre Maître, le Docteur Parat. On sait l'impulsion que ses remarquables travaux sur les constituants du cytoplasme ont donnée aux recherches cytologiques en général. Une grande partie de notre travail n'est que l'application des principes qu'il a énoncés ; nous avons essayé de suivre, dans l'étude d'un type particulier de cellules : la cellule rénale, la voie qu'il nous avait ainsi tracée. Nous ne saurions lui être trop reconnaissant de la formation scientifique que nous lui devons entièrement, et de la manière particulièrement amicale dont il a dirigé nos recherches.

M. le Professeur Caullery a bien voulu accepter la présidence de notre jury. Nous le prions d'agréer nos plus respectueux remerciements pour l'honneur qu'il nous a fait.

Les dessins qui illustrent ce mémoire sont tous l'œuvre de M^{lle} Paule Wachi. Nous tenons à la remercier pour le soin qu'elle a toujours apporté à leur exécution.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

INTRODUCTION

Le présent travail est à la fois une étude de cytologie comparée du tube urinaire dans la série des Vertébrés, et un essai, d'ailleurs limité, de cytophysiologie.

Parmi les travaux modernes, l'étude du tube rénal a fait l'objet de nombreuses recherches histophysiologiques ; mais il ressort de la lecture de ces mémoires que, dans beaucoup de cas, les divergences qui séparent les auteurs ont pour origine une incertitude sur la morphologie précise des cellules. Il nous a semblé qu'une étude histophysiologique doit être précédée d'une connaissance, aussi exacte que possible, de la structure cellulaire, sans laquelle elle serait forcément vouée à l'échec. C'est à ce travail de mise au point morphologique que nous nous sommes livré tout d'abord sur le tube rénal des Batraciens. Les premiers résultats ont été exposés dans un mémoire pour le Diplôme d'Etudes supérieures (1928). Depuis lors, nous avons complété et étendu cette étude à d'autres types choisis parmi les divers groupes de Vertébrés. Les Mammifères ont particulièrement retenu notre attention ; c'est à eux que se rapportent, en effet, la majeure partie des travaux physiologiques des auteurs et c'est chez eux que nous connaissons le mieux la nature des constituants de l'urine. A titre de comparaison, nous avons étudié la structure cytologique de l'appareil excréteur chez quelques Invertébrés, en choisissant des types morphologiques à première vue très différents les uns des autres. C'est ainsi que nous avons étudié la glande verte de l'Ecrevisse ; l'étude complète ayant été publiée avec la collaboration de M. Parat, on ne trouvera ici qu'un simple résumé des principaux résultats. Chez les Mollusques, nous avons décrit la structure cytologique du corps de Bojanus de la Limace et, avec la collaboration de H. Nouvel, la structure du corps spongieux chez un Céphalopode, la Seiche. Enfin, nous avons voulu vérifier si une structure typique d'appareil rénal pouvait se retrouver dans un organe, d'origine tout à fait différente, mais de fonctions comparables, et nous avons

étudié, avec la collaboration de S. Argeșeanu, la structure cytologique du tube de Malpighi du Dytique.

La première partie de ce travail est consacrée à l'exposé de ces résultats morphologiques. Nous avons essayé de dégager un type de structure valable pour l'appareil rénal des Vertébrés en général et nous nous sommes efforcé de montrer que l'on pouvait retrouver les principales parties de cet appareil chez la plupart des Invertébrés étudiés.

La deuxième partie constitue un essai cytophysiologique sur le mode d'excrétion des deux principaux constituants de l'urine chez les Vertébrés : l'urée et les chlorures. Cette étude n'a fait jusqu'à présent l'objet que de peu de travaux en dehors des recherches physiologiques globales qui négligent forcément le mécanisme même de la fonction. La plupart des auteurs ont, en effet, orienté leurs recherches sur l'excrétion des substances colorantes, faciles à déceler dans les tissus. C'est ainsi que nous connaissons bien le mécanisme de l'élimination des colorants acides du type trypan bleu. Les théories modernes de filtration-résorption représentent une généralisation des résultats obtenus au moyen de ces colorants artificiellement introduits dans la circulation. Il n'est cependant pas du tout prouvé que les constituants normaux de l'urine qui sont des substances diffusibles soient éliminés suivant le même mécanisme que les colorants acides colloïdaux comme le trypan bleu. Parmi ces constituants, il en est un, l'acide urique, que l'on considère généralement comme sécrété par le tube contourné ; pour les autres, les auteurs sont loin de s'accorder. La recherche directe de l'élimination de produits comme l'urée et les chlorures est difficile, car nous ne possédons que peu de véritables réactions histochimiques capables de fixer ces corps en place et électivement dans les tissus. Nous avons tenté d'apporter quelques données nouvelles sur le problème de l'excrétion de ces substances, et particulièrement des chlorures.

Nous avons étudié l'élimination des chlorures et de l'urée chez la Souris blanche, le Cobaye et la Grenouille verte, en nous efforçant de préciser, dans le travail cellulaire, le rôle respectif des différents constituants dont nous avons établi l'existence au cours de notre étude morphologique.

Nous avons enfin essayé de dégager de cette étude une conclusion d'ensemble. La confrontation de nos résultats, tant morphologiques que physiologiques, avec ceux des auteurs et avec les différentes

théories proposées pour expliquer le mécanisme du fonctionnement rénal, nous a amené à une conception nouvelle du fonctionnement du rein. C'est par l'exposé de nos idées personnelles, dont certaines restent d'ailleurs en partie hypothétiques, que nous concluons ce travail.

MATÉRIEL D'ÉTUDE

Notre étude a porté sur le matériel suivant :

A. — VERTÉBRÉS

I. — *Mammifères.*

- 1^o Individus adultes : *Canis familiaris* L.
Felis domestica L.
Mus decumanus Pall. (var. *albinus*).
Mus musculus L. (var. *albinus*).
Cavia porcellus L.
Lepus cuniculus L.
- 2^o Embryons de 15 à 20 jours : *Mus musculus* L. (var. *albinus*).
- 3^o Fœtus à terme : *Canis familiaris* L.
Mus decumanus Pall. (var. *albinus*).

II. — *Oiseaux.*

- Colomba palombus* L.
- Gallus domesticus* L.

III. — *Reptiles.*

- 1^o Ophidiens : *Tropidonotus natrix* L.
- 2^o Lacertiliens : *Lacerta viridis* Laur.

IV. — *Batraciens.*

- 1^o Individus adultes :
 - a) Urodèles : *Salamandra maculosa* Laur.
Triton marmoratus Latr.
Amblystoma tigrinum Green (Axolotl).
 - b) Anoures : *Rana esculenta* L.
- 2^o Embryons : *Amblystoma tigrinum* Green (embryons d'Axolotl).
- 3^o Têtards : *Alytes obstetricans* Laur.

V. — *Poissons.*1^o Reins glomérulaires : *Cyprinus carpio* L.2^o Reins aglomérulaires : *Hippocampus brevirostris* Cuv.*Syngnathus acus* L.*Entelurus aequoreus* A. Dumeril.*Nerophis lumbriciformis* Bp.

B. — INVERTÉBRÉS

I. — *Crustacés.* — *Potamobius astacus* L.II. — *Mollusques.*1^o Gastéropodes pulmonés : *Arion rufus* L.2^o Céphalopodes : *Sepia officinalis* L.III. — *Insectes.* — *Dytiscus marginalis* L.

CONDITIONS D'EMPLOI

Tous les animaux, sauf les Axolotls, ont été sacrifiés aussitôt après leur capture ou conservés au laboratoire dans les meilleures conditions pendant un temps qui n'a pas dépassé une huitaine de jours. Les Axolotls ont été conservés pendant plus de quatre mois dans des aquariums à eau courante et nourris avec des larves de Chironome, régime qui leur convient parfaitement.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ESSAI DE CYTOLOGIE COMPARÉE

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUES

I. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE

A) **Examens vitaux.** — Nous avons pratiqué très largement l'examen sur le vivant chez les Animaux à sang froid, soit sans coloration, soit après coloration au rouge neutre. L'examen vital chez les Animaux à sang chaud est certes possible par l'emploi du rouge neutre si l'on a eu la précaution, comme l'ont montré PARAT et VILLELA (1933), d'examiner les tissus non dans un liquide physiologique artificiel, mais dans le plasma même. Malheureusement, le rein des animaux à sang chaud se prête très mal à ce genre d'opération, étant donné la petitesse des éléments et le fait que, dans un même organe, se trouvent enchevêtrées des parties très différentes du tube urinaire. A l'examen vital, les différences morphologiques entre ces tubes n'apparaissent pas d'une façon suffisamment nette pour que leur détermination soit à l'abri de toute erreur, et les avantages incontestables que la coloration vitale au rouge neutre nous offre pour l'étude du vacuome sont contrebalancés par les erreurs possibles dans la détermination des cellules ainsi examinées. Chez les animaux à sang froid, au contraire, la dimension des éléments et la moins grande complexité de l'appareil rénal permettent, en général, une étude fructueuse sur le vivant. Le rouge neutre employé a toujours été le rouge neutre *Microcolor*.

Suivant les espèces étudiées nous avons mis en œuvre deux méthodes. La première consiste à injecter à l'animal une solution saturée de rouge neutre dans le sérum physiologique à 6 ‰, les animaux étant examinés après un temps variable (entre 10 minutes et 4 heures environ). On prélève aussi rapidement que possible de petits fragments qui sont placés sur une lame avec une goutte de sérum physiologique ; on dissocie légèrement s'il est nécessaire et on recouvre le tout d'une lamelle : la survie des tissus est généralement suffisante pour permettre un examen convenable des pièces. On arrête l'examen dès que les noyaux commencent à se teinter très légèrement en rose, signe certain de la mort des cellules. Ce procédé est, théoriquement, celui qu'il faut employer de préférence ; car c'est seulement dans ce cas que l'on peut véritablement parler d'une coloration vitale. En de nombreux cas, nous avons cependant eu avantage à pratiquer une coloration post-vitale dans les conditions suivantes : on ne fait pas d'injection, mais on prélève dans les mêmes conditions que plus haut des fragments d'organe : on les porte dans un petit récipient contenant du sérum physiologique dans lequel on a fait dissoudre une trace de rouge neutre de façon à obtenir un liquide orangé. Pendant tout le temps que les pièces resteront dans le liquide, on prendra soin d'éviter que les rayons solaires tombent directement sur elles, ce qui aurait pour effet de rendre le rouge neutre toxique. De temps en temps, on prélève de petits fragments qui sont examinés par la première méthode. Ce procédé, que nous avons constamment utilisé pour les Invertébrés, donne d'excellents résultats et permet de suivre progressivement la coloration : il peut d'ailleurs être combiné avec le premier lorsqu'à la suite d'une injection la coloration n'a pas été suffisante. La méthode de coloration post-vitale a enfin l'avantage de permettre de supprimer l'emploi des solutions physiologiques artificielles ; c'est de préférence *dans le plasma même de l'animal* que l'on fera dissoudre le rouge neutre et c'est dans cette solution physiologique *naturelle* que les fragments d'organes seront placés. C'est là d'ailleurs le principe même de la méthode, qui est applicable pour d'autres organes chez les animaux à sang chaud et qui a été parfaitement mise au point par PARAT et VILLELA (1933).

Pour les examens vitaux de reins d'embryons d'Axolotl nous avons procédé d'une manière légèrement différente : les embryons, débarrassés de leurs coques gélatineuses par dissociation mécanique, étaient immergés pendant deux heures environ dans une solution

très diluée de rouge neutre dans l'eau, en prenant soin de maintenir le tout à l'abri de la lumière directe ; puis, l'embryon, sur lame et dans du Ringer, était disséqué sous le binoculaire (1).

B) Techniques cytologiques générales. — Nous avons adopté comme technique générale la fixation de Dietrich-Parat suivie de la coloration de Volkonsky. En effet, les résultats que nous avons obtenus au moyen de cette technique spécifiquement mitochondriale ne laissent rien à désirer en ce qui concerne les autres constituants cellulaires, par exemple le noyau. Les images obtenues sont ainsi vraiment complètes. Le matériel rénal se prête d'ailleurs particulièrement bien à l'étude cytologique si l'on a soin d'adapter cette méthode au matériel étudié. Les morceaux à fixer devront toujours être très petits, surtout pour les pièces de Mammifères chez lesquels le rein est spécialement compact. Le formol employé dans le fixateur (Liquide de Helly : 9 vol. ; formol à 40 % : 1 vol.) doit être neutralisé avec soin si l'on veut éviter la destruction des fins détails de structure ; enfin, le temps de postchromisation doit être étudié pour chaque espèce envisagée. Il variera de 6 à 12 heures, par exemple, pour les très jeunes embryons de Batraciens : il pourra être de 48 à 72 heures pour d'autres animaux. Dans certains cas, nous avons été amené à employer des temps pouvant atteindre 120 heures. La postchromisation est faite à l'étuve à 37°. Le lavage qui suit la postchromisation dure théoriquement la moitié du temps de postchromisation, mais il est inutile de jamais le prolonger au delà de 12 à 15 heures. Au moment de l'inclusion, enfin, on évitera les trop longs séjours dans les divers bains ; pour les très jeunes embryons, par exemple, ces temps ne doivent pas excéder un quart d'heure dans chaque bain ; le tout ne prenant pas plus de deux heures.

Les coupes doivent toujours être très minces (1 à 3 μ) ; elles ont toujours été colorées par la méthode de Volkonsky. Nous avons employé les deux méthodes de différenciation recommandées par cet auteur ; mais, pour les pièces longues à différencier, nous avons remplacé la solution d'aurantia par une solution à saturation

(1) Au moment où nous terminions la rédaction de ce travail, nous avons eu connaissance d'un mémoire de YAMASAKI (1934) sur une nouvelle méthode de colorations vitales. Les figures publiées par l'auteur confirment au surplus la localisation du vacuome telle que nous l'avons obtenue nous-même au moyen des imprégnations métalliques.

d'Orange G. dans l'alcool à 70°. Les résultats obtenus par cette méthode sont très satisfaisants pour le noyau qui est bleu, le chondriome rouge et les différents grains qui prennent le rouge ou le bleu suivant leur nature. Naturellement, les enclaves graisseuses qui n'ont pas été fixées sont représentées par des trous; aussi, pour les tissus riches en graisses, nous ne nous sommes pas contenté de la méthode de Dietrich-Parat, mais nous avons également fixé des pièces dans le liquide de Benoît (B. O. S. U.). Les pièces sont fixées de 24 à 48 heures à la glace dans le liquide suivant préparé au moment de l'emploi :

Bichromate de potassium à 5 %	6 vol.
Tetroxyde d'osmium à 2 %	5 vol.
Bichlorure de mercure à 5 % en solution physiologique.....	5 vol.
Nitrate d'uranium à 4 %	4 vol.

Au sortir du fixateur, les pièces sont lavées pendant 12 à 15 heures dans l'eau de source courante, puis incluses comme dans la méthode précédente. Nous avons coloré les coupes ainsi fixées suivant la méthode de Volkonsky. La méthode de Benoît permet d'obtenir une fixation des graisses. Malheureusement, le peu de pénétration de l'acide osmique est souvent funeste à la bonne conservation du chondriome; les filaments apparaissent très fréquemment sous l'aspect bien connu de chapelets de grains, de chondriomites, aspect que l'on n'obtient jamais dans le rein lorsque le chondriome a été bien fixé. Il faut, en conséquence, toujours se reporter aux résultats obtenus par la méthode de Dietrich-Parat lorsqu'on a des doutes sur l'aspect des formations mitochondriales.

C) Techniques spéciales d'imprégnation métallique. — Nous avons complété l'étude du vacuome sur le vivant, avec ou sans coloration au rouge neutre, par l'étude du vacuome sur pièces fixées, au moyen des imprégnations métalliques à l'argent et à l'osmium. PARAT (1928), au cours d'un très important travail, ses élèves, au moyen d'un matériel très varié, et nous-même, au cours de travaux antérieurs sur le rein des Batraciens, avons parfaitement démontré l'inexistence, en tant que constituant cellulaire, de ce que certains auteurs continuent à décrire sous le nom d'*appareil de Golgi*. L'imprégnation métallique par l'argent ou l'osmium peut intéresser séparément ou simultanément des vacuoles, des chondriosomes, des lipides diffus :

les vacuoles elles-mêmes peuvent apparaître quelque peu altérées et souvent fusionnées : mais l'expérience du matériel permet rapidement d'identifier les matériaux imprégnés et cette méthode, maniée avec précautions, donne de précieux résultats, surtout dans les cas où la coloration vitale est difficile à interpréter, comme chez les animaux à sang chaud. Il paraît évidemment inutile, désormais, de pratiquer des imprégnations lorsque la technique vitale est d'un emploi aisé et que l'identification des cellules ne peut faire aucun doute.

1° Imprégnation à l'argent. — Les imprégnations à l'argent sont certainement celles qui, sur le rein, donnent les résultats les plus satisfaisants. Nous avons pratiqué les méthodes de Cajal et de da Fano : mais c'est incontestablement cette dernière qui procure les résultats les plus fidèles et les plus complets. Nous avons utilisé le fixateur suivant :

Solution à 1 % de nitrate de cobalt	100 cc.
Formol à 40 % neutralisé	10 cc.

Il importe d'employer une grande quantité de fixateur : 50 cc. au moins pour une pièce ordinaire ; cette quantité sera portée à 100 cc. pour les reins de gros Mammifères (Chien). Nous avons essayé des fixations à la température ambiante et à 37° ; mais les meilleurs résultats sont obtenus à froid. Le fixateur est préalablement refroidi, à la glacière, à une température de 2 à 5 degrés ; les pièces, les plus petites possibles, y séjournent environ 24 heures. On peut, au bout de 15 minutes, renouveler le fixateur et réduire, s'il le faut, la taille des pièces. Au sortir du fixateur, les pièces sont lavées à l'eau distillée renouvelée pendant quelques minutes, de manière à éliminer le formol, puis sont portées dans une solution fraîche de nitrate d'argent à 2 % et conservées dans cette solution à l'obscurité pendant 48 heures. Il est très important de prévoir une quantité suffisante de nitrate d'argent ; on n'hésitera pas à employer plus de 50 cc. par pièce si la dimension des pièces est un peu forte. Au sortir du nitrate d'argent, les pièces sont très soigneusement lavées à l'eau distillée fréquemment renouvelée. Ce lavage est très important si l'on veut obtenir des images pures et suffisamment électives et il n'y a aucun inconvénient à prolonger ce lavage même pendant plusieurs heures. Les pièces sont ensuite portées dans le réducteur de Cajal préparé au moment de l'emploi ; elles y séjournent au moins 15 heures, mais le temps peut être prolongé autant qu'on le voudra. Au sortir du réducteur, les

pièces sont incluses suivant la méthode classique. Les coupes (à 5 μ) peuvent être examinées telles quelles ; on peut également, après virage au chlorure d'or à 1/500 et fixation à l'hyposulfite de sodium à 0,5 %, colorer le fond par différents colorants à volonté.

2° *Imprégnations à l'osmium*. — Il est rare que l'osmium donne de meilleurs résultats que l'argent. La méthode consistant, après fixation appropriée, à faire séjourner les pièces à 37°, pendant des temps pouvant dépasser 15 jours, dans l'acide osmique à 2 % n'est pas recommandable ; car tout est généralement noir et ce n'est que par blanchiment que l'on aboutit au point désiré. Le résultat est tel, avec une pareille méthode, que l'on peut obtenir tout ce que l'on veut et que, pour en tirer des conclusions valables, une grande prudence est nécessaire. Cependant, lorsque pour des raisons ignorées l'argent n'a donné aucun résultat, on peut être amené à y recourir. Nous avons employé les deux fixations de Mann-Kopsch et de Champy-Nassonov-Kolatchev, avec post-osmifications de 8 à 30 jours à 37°. L'intérêt de cette méthode est qu'il est parfois possible de colorer les coupes, après blanchiment partiel, par le procédé de Volkonsky, le chondriome étant plus ou moins bien conservé. On peut ainsi, rarement d'ailleurs, mettre sur une même coupe le chondriome et le vacuome en évidence.

II. — ÉTUDE HISTOCHIMIQUE

Nous avons étudié histochimiquement les produits suivants :

Lipides.

Protides en général.

Hémoglobine.

Nucléine.

Corps puriques et acide urique.

Urée.

Chlorures.

1. *Lipides*. — Nous avons recherché les lipides sur du matériel fixé et postchromé suivant la méthode de Dietrich-Parat ; les réactions des lipides ont été effectuées sur les coupes et sans démasquage préalable.

a) *Procédé de Dietrich à l'hématoxyline de Kultschitzky*. — Les

lipides apparaissent en bleu violet foncé. La méthode n'est pas tout à fait élective, en ce sens que l'hématoxyline brunit d'autres corps que les lipides, et, en particulier, le nucléole; mais un peu d'habitude permet de reconnaître aisément les lipides qui, seuls, sont bleus violets. Il est cependant prudent de pratiquer concurremment la méthode suivante :

b) Procédé de Ciaccio au Soudan III. — La méthode est spécifique si l'on opère avec soin, et seuls les lipides sont rouges.

2. Protides. — Nous avons été obligé de rechercher les protides sur du matériel fixé à l'alcool ou au Carnoy et inclus à la paraffine. La méthode de Zacharias au bleu de Prusse nous a donné de bons résultats; nous avons confirmé ces résultats par la réaction de Millon Deniges qui donne également d'excellents résultats dans de telles conditions.

3. Hémoglobine. — Nous avons recherché l'hémoglobine au moyen du réactif à la benzidine proposé par LISON (1930). Il est préférable d'opérer à la congélation. Cependant les coupes à la paraffine nous ont donné également de bons résultats: l'hémoglobine apparaît en brun violet foncé.

4. Nucléine. — La présence dans les coupes de l'acide thymonucléique a été décelée au moyen de la réaction nucléale de Feulgen. Il a été démontré récemment que cette réaction n'était pas spécifique de l'acide thymonucléique et que d'autres corps à double liaison étaient également susceptibles de donner des résultats positifs; le fait de trouver dans le cytoplasme des corps donnant une réaction positive ne prouve donc pas forcément que ces corps soient des dérivés nucléaires. Cette réaction sera cependant précieuse, car son absence permettra de prouver l'inexistence d'acide thymonucléique; c'est dans ce sens que nous l'avons employée. Il est bien évident toutefois que la réaction n'est plus du tout utilisable chez certains animaux tels que le Dytique, chez lequel les noyaux ne contiennent normalement pas d'acide thymonucléique et sont toujours négatifs à la réaction de Feulgen.

Nous avons fixé les coupes par le réactif de Shaudinn au sublimé alcoolique. On a évité dans le collage et le séchage des coupes l'emploi de corps aldéhydiques tels que la gélatine et le formol. Nous nous sommes bien trouvé de préparer le réactif de Schiff comme suit: On fait dissoudre à chaud 1 gramme de fuchsine basique dans 100 cc. d'eau distillée; après refroidissement, on filtre et on fait passer dans

le filtrat un courant lent de SO^2 jusqu'à décoloration. Le liquide devient jaune ambré. On chasse ensuite par dépression l'excès de SO^2 ; le liquide obtenu peut se conserver longtemps au frais, à l'obscurité, s'il est bien bouché. Nous avons procédé ensuite à la façon classique décrite par Verne.

5. Acide urique et corps puriques. — La seule réaction caractéristique de l'acide urique est la réaction cuivrique de Saint-Hilaire, que nous avons utilisée ; mais lorsqu'on peut se contenter d'une réaction moins spécifique, on peut employer la méthode de Courmont et André modifiée par CIACCIO (1908) qui donne à la fois acide urique et corps puriques. Il est préférable de faire agir le nitrate d'argent ammoniacal sur des pièces fraîches ; néanmoins, on peut, éventuellement, utiliser des pièces préalablement fixées au Carnoy ou à l'alcool absolu.

6. Urée et chlorures. — Nous avons recherché l'urée et les chlorures chez des animaux soumis à des régimes variés. Nous exposons ces méthodes à propos de l'étude physiologique d'ensemble.

CHAPITRE II

LE REIN DES MAMMIFÈRES

I. — HISTORIQUE

Le premier auteur qui ait formulé des idées exactes sur la structure du rein des Mammifères est MALPIGHI qui, en 1687, rassembla en une vaste théorie générale un grand nombre de faits de détail découverts par lui ou par ses prédécesseurs. Les noms de BELLINI, RUYSCH, FERREIN, BOWMANN marquent les étapes principales d'une période proprement anatomique de l'étude du rein. Une période nouvelle, histologique cette fois, débute par le travail de HENLE, en 1862, pour aboutir au remarquable mémoire de SCHWEIGGER-SEIDEL en 1865. Cet auteur établit nettement les rapports des différents segments du canalicule urinaire dont il donne le schéma définitif. Enfin, c'est seulement à partir des travaux de HEIDENHAIN, en 1874, que l'on commence à étudier sérieusement la structure de l'épithélium des canalicules rénaux. A partir de cette époque, le nombre des publications d'histologie rénale va se multiplier d'une manière considérable. On trouvera, dans la *Revue générale d'Histologie*, un important mémoire de POLICARD qui date de 1908. Ce travail, aussi bien du point de vue morphologique que du point de vue histophysiologique, est une mise au point complète de l'état des connaissances rénales il y a 25 ans. Depuis cette date, les connaissances morphologiques n'ont guère augmenté, si ce n'est peut-être, tout récemment, grâce à une connaissance plus exacte du chondriome et du vacuome. L'effort des auteurs s'est porté sur l'étude histophysiologique du rein, par les méthodes les plus diverses, en partant des données morphologiques acquises précédemment. Le volume publié par von MÖLLENDORFF dans son *Handbuch der Mikroskopische Anatomie*, t. VII : *Der Exkretionsapparat*, datant de 1928, constitue un exposé absolument complet de nos connaissances

actuelles sur toutes les questions qui intéressent le rein : sa texture anatomique et sa structure fine ; — les travaux histophysiologiques sur la localisation des matières colorantes, sur celle de l'urée, de l'acide urique et des sels minéraux ; un exposé comparatif et une discussion des différentes théories sur le fonctionnement du rein, actuellement encore sujettes à controverses. Une bibliographie exhaustive de tous les travaux publiés sur le rein, avant 1928, est annexée à l'ouvrage ; on doit s'y reporter pour connaître ce qui a été réalisé jusqu'à présent dans l'étude du rein. On consultera également le récent volume de TURCHINI : *L'appareil génito-urinaire*, in *Traité d'urologie* (Paris, Doin, 1935), qui constitue un exposé complet des tout derniers travaux d'histophysiologie rénale.

II. — RECHERCHES PERSONNELLES

Méthode. — Notre étude descriptive a porté sur des reins d'animaux adultes, d'animaux naissants, et de très jeunes embryons. La très grande ressemblance de structure cytologique entre les reins des différentes espèces étudiées nous a permis de n'envisager qu'une seule description pour chacun des trois degrés de développement. Nous nous bornerons à souligner au passage les différences qui pourront se présenter d'une espèce à une autre.

Constitution du tube urinaire. — Nous adopterons, au cours de la description cytologique du tube urinaire des Mammifères, la nomenclature suivante pour les différents segments :

I. — Corpuscule de Malpighi comprenant le glomérule et la capsule de Bowman.

II. — Tube à bordure en brosse comprenant une partie proximale et corticale, sinueuse, et une partie distale, rectiligne, cortico-médullaire.

III. — Tube grêle : branche descendante de l'anse de Henle.

IV. — Pièce intermédiaire, comprenant la branche ascendante de l'anse de Henle située dans la moelle et les rayons médullaires et une portion sinueuse corticale : le segment de Schweigger-Seidel.

V. — Le système collecteur formé des tubes collecteurs des rayons médullaires, des tubes de Bellini, de la moelle et enfin des papilles.

A. — REIN DES MAMMIFÈRES ADULTES**1^o TECHNIQUES CYTOLOGIQUES GÉNÉRALES**

Corpuscule de Malpighi. — La constitution du corpuscule de Malpighi des Mammifères a fait l'objet de très nombreuses descriptions. Nos images ne nous ayant apporté aucun fait nouveau concernant la structure de cet organe, nous renvoyons les lecteurs, pour sa description, à l'ouvrage général de MÖLLENDORFF.

Tube à bordure en brosse. — Les coupes du tube à bordure en brosse le présentent, en général, avec une lumière assez étroite. Les cellules sont cubiques, les noyaux, ovales et volumineux, sont très espacés ; les cellules sont limitées du côté de la lumière par une différenciation spéciale connue sous les noms de cuticule striée, ou bordure en brosse, qui apparaît plus ou moins nettement suivant l'animal et la technique utilisée. Les résultats que nous apportons concernent essentiellement la constitution du cytoplasme.

Le chondriome est représenté par des filaments raides et épais, extrêmement fuchsinophiles, connus depuis longtemps sous le nom de bâtonnets de Heidenhain. Ceux-ci partent au voisinage de la membrane basale des cellules, montent le long des flancs du noyau et dépassent même le plus souvent son pôle apical. Les bâtonnets forment une assise palissadique continue, très dense, remplissant presque tout le protoplasma cellulaire et rendant en tout cas peu visibles les limites latérales des cellules. Il ne semble pas cependant que le chondriome soit exclusivement représenté par les bâtonnets ; on trouve, en effet, dans la région supranucléaire quelques filaments plus courts et sinueux, orientés d'une façon quelconque. Ces filaments apicaux, qui à côté des bâtonnets ne représentent morphologiquement que peu de chose, existent cependant dans la plupart des cellules ; leur importance varie au surplus avec les cellules examinées. Les techniques cytologiques ne permettent jamais la mise en évidence, dans les tubes contournés de Mammifères adultes, de grains du type des grains de ségrégation que nous trouverons, au contraire, chez la plupart des autres Vertébrés. Plusieurs auteurs ont pourtant décrit des formations analogues dans des reins de Mammifères pendant le sommeil hivernal ; nous n'avons malheureusement pas pu nous pro-

curer jusqu'à présent ce matériel spécial. La structure assez simple que nous venons de décrire n'en est pas moins caractéristique des tubes contournés de tous les Mammifères à vie active ; on l'obtient très facilement chez le Chien, le Chat, le Rat et la Souris. Chez les deux types d'Herbivores que nous avons étudiés : le Cobaye et le Lapin, les bâtonnets sont beaucoup plus difficiles à obtenir en bon état de conservation. Il est probable que les bâtonnets présentent chez ces animaux des différences de constitution chimique qui les rendent plus fragiles. Quel que soit le groupe de Mammifères étudié, l'aspect du chondriome ne reste d'ailleurs pas invariable tout le long du tube à bordure en brosse ; la structure la plus riche en éléments chondriosomiques, là où ces chondriosomes sont les plus denses et les plus fuchsi-nophiles, se trouve à la partie proximale et pendant presque tout le trajet sinueux. Dans la portion rectiligne terminale, le chondriome, toujours en bâtonnets, est cependant formé d'éléments plus grêles et moins hauts ; le chondriome apical ne semble pas présenter de variations nettes. La structure des bâtonnets ne montre d'ailleurs pas de changement brusque ; mais, à mesure que l'on s'éloigne du glomérule, on constate un raccourcissement et un amenuisement progressif des bâtonnets. Le fait a déjà été signalé par plusieurs auteurs ; tout récemment il a été rappelé par TURCHINI (1934). Cet auteur en a souligné l'importance eu égard à certaines propriétés spéciales des tubes contournés et il a donné de cette variation une représentation numérique.

Des inclusions graisseuses ont été décrites depuis longtemps dans les cellules rénales des Mammifères. Le cas le plus remarquable est celui des Carnivores ; il n'y a d'ailleurs que chez ces animaux que nous en ayons trouvé. C'est chez le Chat que le phénomène a été observé pour la première fois par SCHWEIGGER-SEIDEL en 1867 ; reprise depuis par plusieurs auteurs, la question a fait l'objet d'un important travail de MULON en 1908. D'après ces auteurs, les inclusions graisseuses n'intéressent que la partie sinueuse du tube contourné, la partie terminale rectiligne en étant toujours dépourvue. En réalité, nous avons rencontré quelques granulations graisseuses dans la partie terminale, mais en bien moins grande quantité que dans la partie proximale. La répartition de la graisse n'est d'ailleurs pas uniforme tout le long du tube à bordure en brosse ; son importance décroît au fur et à mesure que l'on s'éloigne du glomérule. Enfin, s'il semble établi que tous les néphrons sont soumis à l'envahissement graisseux,

toutes les cellules d'un même tube ne le sont pas uniformément ; l'envahissement est irrégulier et certaines cellules sont même tout à fait dépourvues de graisses. Les gouttelettes sont de taille très variable, certaines ressemblant à de fines granulations, tandis que d'autres peuvent atteindre la taille des noyaux. Dans les cellules envahies par la graisse, le chondriome ne forme plus une belle assise régulière de bâtonnets et les chondriocentes se trouvent repoussés par les granulations graisseuses qu'ils contournent. A vrai dire, on ne peut parler de localisations intracellulaires spéciales des graisses ; elles sont cependant le plus souvent basales et ne dépassent que très rarement le niveau du pôle apical du noyau. Il ne semble pas que l'envahissement graisseux puisse être tel qu'il arrête le fonctionnement de la cellule.

Tout différent est le cas du Chien, dans le rein duquel les graisses ont été décrites la première fois par SCHACHOWA en 1867. La question a depuis été reprise par MILLOT (1927). Alors que chez tous les Chats on peut trouver de la graisse rénale, il n'en est pas de même chez le Chien. Certains Chiens en sont entièrement dépourvus ; d'autres, au contraire, en contiennent une quantité considérable. Contrairement aussi à ce qui se passe chez le Chat, les graisses du Chien sont toujours localisées dans la partie terminale rectiligne du tube à bordure en brosse. L'accumulation elle-même se présente sous un aspect tout à fait différent du cas précédent : elle est telle, en effet, qu'elle aboutit à faire perdre aux cellules du tube rénal tous les caractères cytologiques : sur une grande longueur du tube, les corps cellulaires sont uniformément bourrés et distendus par de grosses sphérules graisseuses. Il ne reste plus que de minces trabécules cytoplasmiques entre ces amas graisseux qui s'étendent depuis la base jusqu'à l'apex des cellules. Lorsqu'il n'y a pas encore trop de graisses accumulées, il est parfois possible de mettre en évidence, dans ces trabécules, de fines et courtes mitochondries, seul vestige de l'appareil mitochondrial disparu.

Tube grêle. — La partie droite et médullaire du tube à bordure en brosse se continue par un tube de liaison, appelé tube grêle, qui constitue la branche descendante de l'anse de Henle. En coupe, ce segment se présente avec une lumière béante ; le cytoplasme des cellules est extrêmement réduit, ce qui fait que les noyaux saillent très fortement dans la lumière. Il n'existe aucune membrane apicale diffé-

renciée. De fines mitochondries, en forme de filaments très courts, sont visibles de part et d'autre du noyau.

Pièce intermédiaire. — La pièce intermédiaire est formée, comme le tube à brosse, d'une partie médullaire et d'une partie corticale. Elle débute par une partie droite, qui est la branche ascendante (branche large) de l'anse de Henle, et elle se termine dans la zone corticale par une branche sinuée : le segment de Schweigger-Seidel. La pièce intermédiaire se distingue facilement du tube à brosse par l'absence de bordure apicale différenciée, par un plus grand nombre de noyaux apparaissant sur une coupe bien transversale, enfin par sa structure cytoplasmique. Nous étudierons successivement les deux segments formant la pièce intermédiaire.

1^o Branche large de l'anse de Henle. — L'appareil mitochondrial comprend essentiellement une assise basale de chondriocentes en bâtonnets, rappelant ceux que nous avons signalés dans le tube à bordure en brosse, mais très faciles à distinguer. Ils sont, en effet, beaucoup plus courts et plus trapus : en revanche, ils sont beaucoup moins fuchsinophiles. Les bâtonnets montent légèrement sur les flancs du noyau, mais n'en dépassent jamais le pôle apical. Chez les Rongeurs omnivores, comme la Souris et le Rat, les noyaux sont collés à la membrane apicale et la repoussent dans la lumière. Il existe, au contraire, un assez grand espace entre les noyaux et la membrane basale des cellules. Chez ces animaux, l'assise des bâtonnets n'atteint que juste la base des noyaux ; les bâtonnets forment donc une assise se continuant sans interruption et passant sous les noyaux. Ces bâtonnets ne représentent pas non plus dans ce segment tout le chondriome et il existe un chondriome supranucléaire formé de minces filaments sinueux disposés en lacis. Chez la Souris et le Rat, ce chondriome se trouve repoussé de part et d'autre du noyau à cause de la saillie de ce dernier.

On sait que la branche large de l'anse de Henle se poursuit en ligne droite dans les rayons médullaires jusqu'à rencontrer le corpuscule de Malpighi appartenant au même néphron. A cet endroit, le canalicule rénal se trouve intimement accolé à la paroi externe, très mince, de la capsule de Bowmann. On a depuis longtemps constaté que la densité des noyaux du tube rénal se trouve fortement augmentée pour donner une image que ZIMMERMANN appelle *macula densa* (1911). C'est à peu près à partir de cet endroit que le changement dans l'orien-

tation du tube, qui devient sinueux, et surtout le changement dans la structure cytoplasmique du tube nous indique que nous arrivons dans le segment suivant ou segment de Schweigger-Seidel.

2° *Segment de Schweigger-Seidel.* — C'est seulement à partir de ce segment que nous allons trouver des différences assez importantes entre les reins des Herbivores comme le Cobaye et le Lapin, d'une part, et les autres reins étudiés, d'autre part : différences qui nous obligent à donner deux descriptions séparées.

a) *Cas du Rat, de la Souris, du Chien, du Chat.* — Le segment de Schweigger-Seidel conserve l'allure générale du segment précédent en ce qui concerne les dimensions cellulaires, la position des noyaux, etc. ; il n'en diffère que par l'aspect des formations mitochondriales. Cette différence réside dans la perte rapide de l'aspect de « bâtonnets » : ceux-ci sont remplacés par des formations beaucoup plus courtes et moins raides. Toutefois, contrairement à l'opinion de SUZUKI (1912), la technique d'Altmann ne nous a pas révélé une coloration spéciale de ces chondriosomes, différente de celle du chondriome des autres segments ; en revanche, ce qui nous a frappé, c'est l'inégalité de répartition des chondriosomes dans les différentes cellules. Alors que

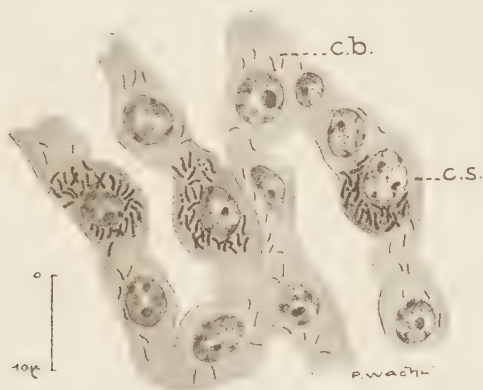


Figure 1. — Souris. Fin de la pièce intermédiaire, début du tube collecteur cortical. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

Les cellules spéciales : *c. s.* se différencient des cellules banales : *c. b.* par leur chondriome très développé et par leur fond cytoplasmique plus foncé.

dans certaines cellules (Fig. 1, *c. b.*), le chondriome apparaît réduit à de courts filaments basaux qui n'atteignent pas l'équateur du noyau, dans d'autres, au contraire, le chondriome, toujours repré-

senté par de petits filaments sinueux, se répartit dans tout le cytoplasme, et, fait spécial à ce segment, il est souvent particulièrement abondant dans la région supranucléaire. Conformément à ce qu'ont décrit ZIMMERMANN et son Ecole, beaucoup de ces cellules paraissent particulièrement globuleuses et leur pôle apical en dôme fait saillie dans la lumière (Fig. 1, *c. s.*). Nous ne croyons pas cependant, malgré ces auteurs, que cet aspect précède un déversement, dans la lumière du tube, du contenu du pôle apical des cellules. Notons également la forte fuchsinophilie du chondriome de ces cellules, tout à fait comparable à celle du chondriome du tube à bordure en brosse, à côté de la faible fuchsinophilie du chondriome de toutes les autres cellules de la pièce intermédiaire. Chez les quatre espèces étudiées, le phénomène n'est pas identique. C'est chez le Rat et la Souris qu'il est particulièrement marqué, surtout en ce qui concerne les dômes apicaux des cellules riches en chondriome ; il existe, mais il est moins accusé chez le Chien et le Chat.

De ces observations relatives aux différences morphologiques des constituants cytoplasmiques, nous concluons à l'existence, dans le tube de Schweigger-Seidel de ces animaux, de deux catégories de cellules : les unes, que nous appellerons *cellules banales*, à cytoplasme pauvre en formations mitochondriales, semblent réduites au rôle de simples cellules de revêtement de la paroi du tube : tandis que les autres, ou *cellules spéciales*, tendent à s'individualiser par une richesse particulière de leur chondriome, richesse que caractérise une accumulation fréquente de chondriosomes dans la région supranucléaire.

b) *Cas du Lapin et du Cobaye.* — Chez le Lapin et le Cobaye, on distingue également sans peine le tube de Schweigger-Seidel du segment précédent par la disparition de l'aspect en bâtonnets du chondriome. Ces formations sont remplacées par des filaments plus grêles et légèrement sinueux, montant toutefois encore assez haut le long des flancs du noyau. La forme même des cellules est différente ; les cellules sont, en effet, plus hautes et plus étroites. La différence entre les deux catégories de cellules est beaucoup moins visible que dans le cas précédent ; la richesse de la plupart des cellules en formations mitochondriales est intermédiaire entre celle des cellules banales et celle des cellules spéciales du premier cas. Il existe cependant quelques cellules (Fig. 2, *c. s.*) qui possèdent un chondriome plus dense et plus fuchsinophile et où l'on voit une légère accu-

mulation mitochondriale supranucléaire. Nous pensons que chez ces animaux les deux catégories cellulaires sont bien représentées, mais que leur opposition morphologique est moins tranchée que dans le premier cas.

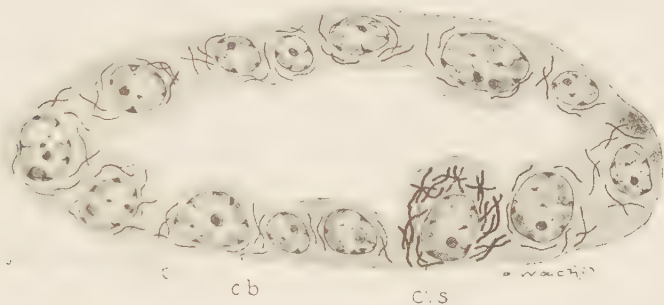


Figure 2. — Cobaye. Segment de Schweigger-Seidel. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

Comparer cette figure avec la figure 1. On reconnaît encore les cellules spéciales : *c. s.* ; mais le chondriome des cellules banales : *c. b.* est plus développé que chez la Souris.

Système collecteur. — Le tube collecteur, qui fait suite à la pièce intermédiaire, descend dans les rayons médullaires ; il est assez difficile à séparer du segment de Schweigger-Seidel et il n'y a aucune limite nette entre eux, si ce n'est la différence d'orientation du tube. Les tubes collecteurs de différents néphrons confluent pour donner les tubes de Bellini de la moelle qui aboutissent enfin aux papilles. Les différences de structure sont ici très importantes entre le Chien, le Chat, le Rat, la Souris, d'une part, et les Herbivores, Lapin et Cobaye, de l'autre.

a) *Cas du Rat, de la Souris, du Chien et du Chat.* — Les éléments cellulaires qui tapissent les parois du tube collecteur sont les mêmes que ceux du segment précédent. Nous avons encore des cellules banales et des cellules spéciales ; mais, à mesure que l'on s'avance dans le tube, les cellules banales sont de plus en plus pauvres en cytoplasme et en chondriome. Les corps cytoplasmiques deviennent très plats (Fig. 1, *c. b.*) ; un renflement central accuse l'emplacement du noyau, qui fait ainsi saillie dans la lumière. Les chondriosomes, très fins et courts, sont de moins en moins nombreux dans les cellules du tube de Bellini et dans celles des papilles. Les cellules spéciales, au contraire, ont conservé le même aspect que dans le segment précédent ; elles sont même plus larges en général et paraissent, par contraste, plus

riches encore en chondriosomes, particulièrement dans la zone supranucléaire (Fig. 1, *c. s.*). Le dôme apical fait très nettement saillie dans la lumière, surtout chez le Rat et la Souris. Toutefois, la fréquence de ces cellules tend à diminuer ; très rapidement, elles se montrent beaucoup plus espacées que dans le segment de Schweigger-Seidel et, à mesure que l'on s'avance dans le tube de Bellini, elles s'espacent davantage. On en rencontre pourtant de loin en loin dans la plus grande partie du tube de Bellini. C'est HEIDENHAIN qui, le premier (1874), a vu ces cellules dont la description précise a été donnée par SCHACHOWA (1876) ; elles ont été depuis étudiées par ANDREJEWITCH (1919). D'après ces auteurs, les faces de ces cellules seraient généralement concaves, tandis que la membrane apicale, convexe, ferait saillie dans la lumière. De plus, elles auraient une base élargie prolongée sous les cellules voisines. Nous n'avons pas pu vérifier ce dernier point ; quant à leur forme elle nous est apparue très variable. Si les faces latérales en sont souvent concaves chez le Chien et le Chat, il n'en est pas de même chez le Rat et la Souris, où elles sont, au contraire, convexes (Fig. 1, *c. s.*). C'est chez ces derniers animaux qu'elles sont le plus développées : leur base est très large et elles sont en forme générale de dôme. Les chondriosomes, sous la forme de filaments courts et sinueux, remplissent tout le corps cytoplasmique et s'accumulent spécialement dans le dôme apical qui fait saillie dans la lumière.

b) Cas du Lapin et du Cobaye. — Le tube collecteur est constitué comme le segment précédent ; mais à mesure que l'on s'avance dans le tube, on constate que les cellules deviennent de plus en plus volumineuses. Elles s'accroissent un peu en largeur ; mais c'est surtout en hauteur que leur développement se fait considérable. Le pôle apical de toutes les cellules forme un dôme supranucléaire. Le chondriome est représenté par de fins filaments qui montent le long des flancs du noyau et par quelques chondriocontes sinueux dans la région supranucléaire (Fig. 2, *c. b.*). Les caractères cytologiques généraux ne permettent plus, à vrai dire, de distinguer dans ces cellules les deux catégories que nous avons observées chez les autres Mammifères ; il est cependant certaines cellules (Fig. 2, *c. s.*) qui sont plus riches que d'autres en formations mitochondriales : les chondriosomes sont plus denses, plus épais et plus fuchsinophiles. Aussi bien, comme chez les autres Mammifères, ces cellules, qui correspondent certainement aux cellules spéciales, s'espacent peu à peu à mesure que l'on avance dans le tube ; mais on ne peut vraiment plus en discerner dans

le tube de Bellini proprement dit. Les cellules de ce segment, de même que celles des papilles, sont en effet toutes semblables : ce sont de belles cellules cylindriques à noyau rond et médian situé entre deux zones cytoplasmiques claires. Les limites latérales sont particulièrement bien visibles. Au pôle apical, en forme de dôme dans toutes les cellules, on peut mettre en évidence de très fines mitochondries filamenteuses formant un lacis supra-nucléaire. Les cellules du système collecteur chez le Lapin et le Cobaye présentent, en fait, un type intermédiaire entre les cellules banales et les cellules spéciales des autres Mammifères étudiés ; mais l'ensemble de l'appareil mitochondrial du tube est plus riche chez les Herbivores que chez les autres, où il n'est, en pratique, représenté que par celui des cellules spéciales.

2^o IMPRÉGNATIONS MÉTALLIQUES

Corpuscule de Malpighi. — Les cellules plates qui forment le revêtement de la capsule de Bowmann sont très pauvres en formations vacuolaires : l'imprégnation ne révèle qu'une ou deux granulations noires de formes irrégulières situées de part et d'autre du noyau et accolées à ce dernier.

Tube à bordure en brosse. — L'imprégnation est essentiellement constituée par des nodules de formes plus ou moins régulières dont le noircissement est très rarement uniforme, mais qui, plus souvent, présentent un centre clair et un pourtour plus foncé, réalisant ainsi l'aspect du dictyosome (Fig. 3, *d*). Les vacuoles qui ont donné ces nodules ont fréquemment diffusé au cours de la fixation ; on obtient alors l'imprégnation de figures en fuseaux, les différents fuseaux s'anastomosant souvent et donnant alors des filaments noueux, courts et irréguliers. On peut, en somme, rencontrer des figures d'imprégnations qui, tout en demeurant purement vacuolaires, sont extrêmement différentes d'aspect, depuis les granulations bien arrondies comme on en trouve chez le Chat (Fig. 4, *d*.) jusqu'aux fuseaux plus ou moins enchevêtrés que l'on rencontre fréquemment chez les autres animaux. Les dictyosomes et granulations imprégnés sont fréquemment entourés d'une aréole claire (Fig. 3 et 4, *a*.) qui témoigne de la contraction du contenu vacuolaire au moment de la fixation.

Dans beaucoup de cas, le chondriome supranucléaire participe plus ou moins complètement à l'imprégnation : et c'est alors au sein d'un lacs de chondriocontes imprégnés que l'on trouve les nodules noirs (Fig. 3 et 4. *ch.*). Le fond cytoplasmique, pour sa part, prend

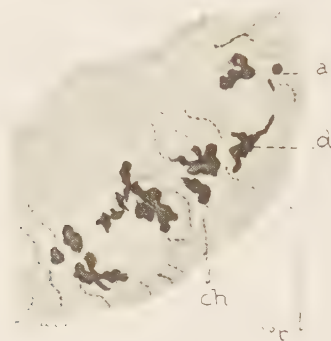


Figure 3. — Chien. Cellules à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

On observe des dictyosomes : *d.* imprégnés, entourés d'une aréole claire : *a.*, représentant la rétraction du contenu vacuolaire au moment de la fixation. Quelques chondriosomes : *ch.*, participent à l'imprégnation.

rarement l'imprégnation : chez le Chat, cependant, le protoplasme périnodulaire est légèrement plus foncé qu'ailleurs et l'on peut admettre que nous avons là cette « zone lipidique » diffuse (Fig. 4, *l. d.*) qui, avec les chondriosomes de la région périvacuolaire, constitue la zone de Golgi.

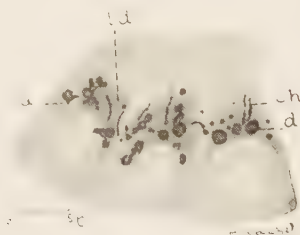


Figure 4. — Jeune Chat. Cellules à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent (Cajal).

Imprégnation supranucléaire de dictyosomes : *d.* avec aréoles de rétraction : *a.* Participation à l'imprégnation de chondriosomes : *ch.* et de lipides diffus : *l. d.*

Suivant l'animal étudié, et chez un même animal suivant le tube examiné, les nodules imprégnés présentent des variations légères de

situation. C'est surtout dans la région apicale que sont concentrés les corps de Golgi (Fig. 4) : chez les autres animaux, la situation est variable et l'on peut trouver des imprégnations descendant jusqu'au niveau de l'équateur du noyau. L'imprégnation est particulièrement basse chez les Herbivores : Lapin et Cobaye. On ne doit pas, au surplus, attacher à ces variations de situation plus d'importance qu'elles n'en méritent ; on sait, en effet, depuis les travaux de GIROUD (1926), TURCHINI (1927) (et nous-même l'avons confirmé chez les Batraciens, 1928), que le vacuome, inerte par lui-même, est mécaniquement repoussé dans les espaces libres du cytoplasme. Le cas du vacuome très apical du Chat est très probablement le résultat de l'encombrement du reste du cytoplasme par les boules de graisse.

L'envahissement gras de la partie distale du tube à bordure en brosse devient rapidement considérable chez le Chien ; il est alors impossible d'y déceler des formations vacuolaires par la méthode des imprégnations argentiques.

Tube grêle. — Nous avons réussi à mettre en évidence une ou deux grosses nodosités flanquant les faces latérales des noyaux. Ces nodosités apparaissent le plus souvent isolées et l'imprégnation est en général purement vacuolaire. Chez le Chien, nous avons cependant obtenu, dans des pièces très fortement imprégnées, le noircissement de quelques rares filaments mitochondriaux. Dans la généralité des cas, l'imprégnation du segment grêle donne des images très comparables à ce que nous avons obtenu au niveau de la capsule de Bowman.

Pièce intermédiaire. — Comme précédemment, nous en décrivons successivement les deux parties.

1° Branche large de l'anse de Henle. — Il est assez difficile d'obtenir au niveau de ce segment une imprégnation purement vacuolaire ; dans la majorité des cas, tout le chondriome participe à l'imprégnation. Souvent même, tout le protoplasme se teinte en gris plus ou moins foncé : résultat particulièrement fréquent chez les Herbivores (Lapin et Cobaye). OKKELS a récemment insisté (1929) sur la constance de cette imprégnation totale du segment en question. Il est cependant possible d'obtenir d'autres résultats qui permettent une analyse fructueuse des constituants cytoplasmiques de ces cellules. On peut alors discerner à l'apex des cellules, à l'endroit où se terminent les bâtonnets

(Fig. 5, *c. b.*), des nodosités imprégnées franchement en noir qui représentent les vacuoles et, entre ces nodosités, de courts filaments, également noirs, qui représentent l'imprégnation du chondriome apical. Chez le cobaye, où cette imprégnation du chondriome est

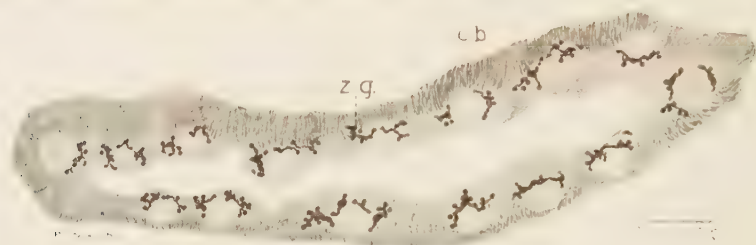


Figure 5. — Cobaye. Branche ascendante de l'anse de Henle (segment à bâtonnets). — Imprégnation à l'argent (da Fano).

La figure montre des dictyosomes anastomosés, situés à la limite apicale des bâtonnets qui constituent la zone de Golgi : *z. g.* Les corps imprégnés peuvent se trouver sous le noyau lorsque celui-ci est très apical. Le chondriome basal en bâtonnets : *c. b.* participe à l'imprégnation.

particulièrement nette, on obtient des images réticulées provenant de l'imprégnation simultanée des vacuoles et des filaments chondriosomiques qui leur sont accolés, l'ensemble constituant une véritable zone de Golgi (Fig. 5, *z. g.*). On peut éviter, dans la plupart des cas, le noircissement total du tube, que OKKELS avait obtenu par la technique de da Fano, en employant la technique d'imprégnation de Cajal à l'alcool. Dans ce cas, le cytoplasme et les bâtonnets ont une moindre tendance à subir l'imprégnation ; l'on obtient l'imprégnation élective de fines granulations noires coiffant le noyau. Chez la Souris, où le noyau est très apical, les granulations descendent sur les flancs et même passent sous le noyau tout en restant au-dessus du niveau des bâtonnets.

2° *Segment de Schweigger-Seidel.* — Pour la clarté de l'exposé, nous décrirons d'abord les images obtenues chez le Chien, le Chat, le Rat et la Souris, puis celles obtenues chez le Lapin et le Cobaye.

a) Cas du Chien, du Chat, du Rat et de la Souris. — Il est très facile de distinguer les cellules banales des cellules spéciales grâce au mode d'imprégnation tout à fait particulier de ces dernières.

L'imprégnation des cellules banales (Fig. 6, *c. b.*) se présente sous l'aspect de granulations irrégulières qui coiffent le pôle apical du noyau et descendent sur ses flancs pour former souvent une couronne

autour de l'équateur de celui-ci. Cette imprégnation, dont la description rappelle celle du tube à bordure en brosse, s'en distingue très aisément par sa légèreté et par la taille bien plus faible des granulations imprégnées. Souvent même, lorsque les cellules sont plates, elle tend à se réduire au type décrit dans la capsule de Bowmann et dans le tube grêle.

Les cellules spéciales se présentent tout autrement (Fig. 6, *c. s.*). On les distingue, même à un très faible grossissement, grâce au fait que, contrairement aux cellules banales dont le fond est clair, tout leur protoplasme s'imprègne en gris très foncé. Les images en sont spécialement typiques chez la Souris. OKKELS est le premier qui ait reconnu la propriété originale de ces cellules imprégnées par la méthode de da Fano. Le résultat est absolument constant ; nous-même l'avons toujours obtenu par la technique de da Fano. Les autres modes d'imprégnations argentiques (Cajal, avec ou sans alcool) révèlent bien une différence d'aspect entre les cellules spéciales et les cellules banales, mais avec un contraste beaucoup moins net ; il ne s'agit que d'un brunissement un peu plus fort du cytoplasme des cellules spéciales.

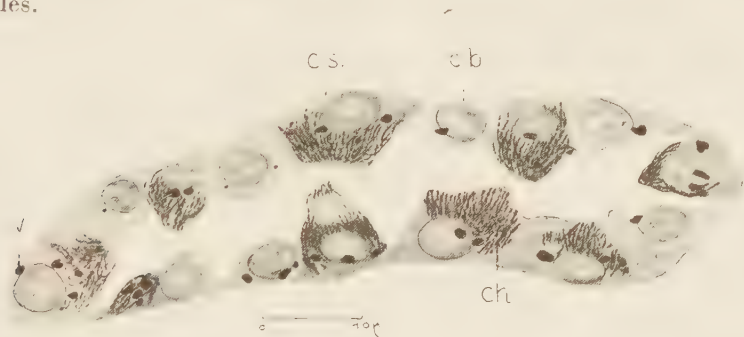


Figure 6. — Souris. Segment de Schweigger-Seidel. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

La figure montre un contraste très net entre l'aspect des deux catégories de cellules. Dans les cellules spéciales : *c. s.*, on voit des vacuoles juxtanucléaires : *v.* Tout l'apex des cellules est occupé par le chondriome imprégné : *ch*. Le fond cytoplasmique des cellules spéciales est plus foncé que celui des cellules banales : *c. b.*

Si l'on examine attentivement le protoplasme noirci par l'argent, on s'aperçoit que, dans la plupart des cas, ce noircissement n'est pas homogène et qu'il s'agit plutôt d'un fin réseau de filaments entrelacés et noircis, délimitant des lacunes plus claires ; ce réseau est le plus

dense au niveau du dôme apical de ces cellules. La confrontation de ces images avec celles que nous avons décrites du chondriome de ces éléments nous amène à penser à une imprégnation massive de ce chondriome dont nous avons déjà reconnu les propriétés spéciales de colorabilité (Fig. 6, *ch.*).

Enfin, lorsque le noircissement cytoplasmique n'est pas trop fort, on peut observer, au sein du réseau mitochondrial, trois ou quatre grosses granulations franchement noires, accolées au pôle apical du noyau, qui représentent très certainement le vacuome de ces éléments (Fig. 6, *v.*).

b) Cas du Lapin et du Cobaye. — Alors qu'il est malaisé, nous l'avons vu, d'isoler les cellules spéciales chez ces animaux au moyen des techniques générales, leur distinction devient très facile par la technique de da Fano qui, du moins chez le Lapin, imprègne totalement en noir les cellules spéciales (Fig. 7).



Figure 7. — Lapin. Segment de Schweigger-Seidel. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

Les cellules spéciales : *c. s.*, imprégnées d'une façon massive, sont bourrées de granulations noires représentant le chondriome altéré. Les cellules banales, dont le fond cytoplasmique est très clair, possèdent quelques vacuoles supranucléaires : *v.*

Les cellules banales se présentent chez le Lapin sous le même aspect que celles du segment précédent : le vacuome s'imprègne sous la forme de grains apicaux (Fig. 7, *v.*). Le chondriome apical, et même les filaments basaux, participent fréquemment à l'imprégnation. Chez le Cobaye (Fig. 8, *c. b.*), nous avons obtenu des images un peu différentes, parce que le chondriome apical a toujours participé à l'imprégnation : on obtient alors, se détachant sur un fond assez clair, un réseau supranucléaire très dense formé de nodosités accolées à des filaments simultanément imprégnés. Les cellules spéciales sont comparativement

moins nombreuses que chez les animaux du premier groupe ; elles sont toujours isolées et séparées par des cellules banales. L'imprégnation totale de leur cytoplasme permet de facilement étudier leur forme. Elles correspondent parfaitement à la description ancienne de SCHACHOWA qui, en revanche, ne convient pas du tout aux animaux du premier groupe. Ici, le pôle apical forme un dôme bombant légèrement dans la lumière : les faces latérales sont concaves, tandis que la base, très élargie, se prolonge sous les cellules adjacentes (Fig. 7 et 8, *c. s.*).



Figure 8. — Cobaye. Segment de Schweigger-Seidel. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

Le fond cytoplasmique des cellules spéciales : *c. s.* est plus foncé que celui des cellules banales *c. b.* Remarquer, en outre, la forme particulière des cellules spéciales dont l'imprégnation intéresse presque exclusivement le chondriome de la zone de Golgi.

Les préparations que nous avons obtenues chez le Lapin présentaient un noircissement tellement intense des cellules spéciales (Fig. 7, *c. s.*) qu'il devenait tout à fait impossible d'y découvrir une structure cytoplasmique quelconque. Chez le Cobaye, au contraire, les cellules spéciales qui, par ailleurs, ont exactement la même forme que chez le Lapin (Fig. 8, *c. s.*), avaient bien moins fortement pris l'imprégnation : le protoplasme apparaissait seulement un peu plus teinté que celui

des cellules banales. Dans certains tubes, il est même impossible de les distinguer les unes des autres ; leur imprégnation ressemble d'ailleurs beaucoup à celle des cellules banales. Les vacuoles s'imprègnent sous la forme de deux ou trois grosses nodosités, de contours irréguliers, appliquées contre le pôle apical du noyau. Les chondriosomes apicaux qui sont accolés à ces vacuoles participent souvent à l'imprégnation, et donnent ainsi l'image d'une zone de Golgi parfaitement constituée, avec réseau filamenteux enfermant de grosses nodosités.

Système collecteur. — Les résultats obtenus rendent encore nécessaire la séparation des espèces étudiées en deux groupes.

a) *Cas du Rat, de la Souris, du Chien et du Chat.* — La distinction est toujours facile entre les cellules banales et les cellules spéciales ; les cellules banales, cependant, à mesure que l'on s'avance dans le tube collecteur vers les papilles, présentent une imprégnation de plus en plus poussée. Au niveau des papilles (Fig. 9), on peut mettre en évidence de grosses nodosités généralement supranucléaires, qui descendent parfois jusqu'au niveau équatorial. Ces corps de Golgi

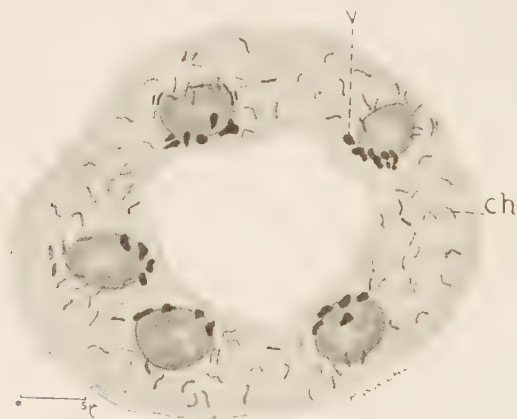


Figure 9. — Chien. Coupe transversale d'un tube de Bellini dans la région des papilles. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

v. : vacuoles imprégnées. ch. : chondriosomes participant à l'imprégnation.

(Fig. 9, v.) sont d'assez grosse taille et sont isolés, bien que des filaments mitochondriaux qui serpentent parmi eux puissent également subir l'imprégnation (Fig. 9, ch.) ; jamais pourtant l'ensemble ne

donne l'image d'un réseau. Remarquons que cette richesse en éléments vacuolaires des cellules du système collecteur est d'autant plus forte que le tube possède moins de cellules spéciales : elle est donc au maximum lorsque ces dernières manquent totalement, c'est-à-dire au niveau des papilles.

On rencontre, nous l'avons vu plus haut, des cellules spéciales sur toute la longueur du tube collecteur des rayons médullaires de l'écorce et dans la plus grande partie des tubes de Bellini médullaires. C'est chez la Souris que nous avons obtenu les plus beaux résultats. L'imprégnation réalisée est d'autant plus riche que l'on s'avance dans le tube et que se raréfie le nombre des cellules. Au niveau des rayons médullaires, les images sont semblables à celles que nous avons décrites au sujet de la pièce intermédiaire. Dans les tubes de Bellini, où le dôme apical des cellules fait plus fortement saillie dans le tube, les images obtenues varient suivant que le chondriome de ces éléments participe ou non à l'imprégnation. Dans certains cas, le fond protoplasmique teinté en gris est légèrement réticulé et, sur ce fond assez clair en général pour permettre une bonne observation, se détachent des granulations franchement noires, souvent très nombreuses, qui représentent certainement l'imprégnation du vacuome. La forme en est régulière : elles ne sont pas localisées et sont pourtant les plus abondantes dans la région supranucléaire. En d'autres cas, tout le chondriome est également imprégné et il devient impossible d'analyser les constituants de cette imprégnation massive, le dôme apical apparaissant bourré de courts filaments épais et de granulations noires. On peut donc admettre que, dans ces cellules, la zone de Golgi, quand elle apparaît imprégnée, s'étend à presque tout le cytoplasme, tout au moins à tout le cytoplasme du dôme apical.

b) *Cas du Lapin et du Cobaye*. — Comme nous l'avons vu au moyen des techniques mitochondriales, il n'existe de cellules spéciales que dans la partie corticale des tubes collecteurs ; elles s'y raréfient très rapidement et on n'en retrouve jamais dans la moelle. Les images obtenues au niveau de ces cellules spéciales sont tout à fait les mêmes que celles décrites dans la pièce intermédiaire. RENAUT et DUBREUIL avaient bien vu ces cellules en 1907 et les avaient considérées comme des cellules de remplacement.

L'imprégnation des cellules banales, qui constituent très vite le revêtement exclusif du tube, se présente au début du tube et pendant le trajet du tube collecteur de la même manière que dans le segment

précédent (Fig. 8, *c. b.*) : mais, à mesure que l'on avance dans les tubes de Bellini, les corpuscules imprégnés deviennent de plus en plus volumineux en même temps que la dimension des cellules augmente.

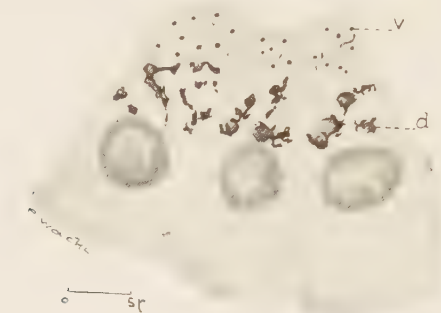


Figure 10. — Lapin. Cellules de la portion distale du tube de Bellini. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

La figure met en évidence deux sortes de corps imprégnés : 1° de gros dictyosomes : *d.*, plus ou moins anastomosés avec des éléments mitochondriaux et constituant avec ceux-ci la zone de Golgi ; 2° de petites vacuoles apicales : *v.*

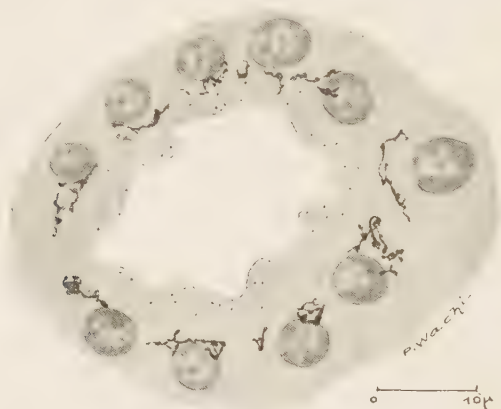


Figure 11. — Cobaye. Coupe transversale d'un tube de Bellini dans la région moyenne. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

L'imprégnation de la zone de Golgi intéresse surtout des chondriosomes anastomosés entre eux et quelques vacuoles. A l'apex des cellules, comme chez le Lapin, on observe de fines granulations vacuolaires.

A l'extrémité des tubes de Bellini et au niveau des papilles, les grandes cellules prismatiques présentent chez le Lapin une imprégnation qui intéresse exclusivement la région apicale de la cellule. Les vacuoles

sont imprégnées sous la forme de gros dictyosomes et sont assez rapprochées du pôle apical du noyau (Fig. 10, *d.*). Le chondriome qui, nous le savons, siège aussi dans la région supranucléaire, peut participer à l'imprégnation. Mais ce système, d'apparence classique, se complète par l'existence, tout à fait à l'apex cellulaire et sous la membrane apicale, de fines granulations noires de forme bien régulière qui doivent représenter de très jeunes vacuoles (Fig. 10, *e.*) ; entre elles serpentent également des chondriocentes qui sont parfois imprégnés. Les cellules des papilles sont moins hautes chez le Cobaye ; l'imprégnation se présente souvent sous la forme d'un réseau comprenant des chondriosomes et des vacuoles. A l'apex des cellules, on discerne, comme chez le Lapin, de fines granulations qui représentent probablement de très jeunes vacuoles (Fig. 11).

3° TECHNIQUES HISTOCHIMIQUES

Lipides. — Nous avons appliqué à l'étude du rein des Mammifères la technique de Dietrich à l'hématoxyline de Kultschitzky et celle de Ciaccio au Soudan III. Ces techniques nous ont révélé la nature lipidique des formations mitochondriales. Les réactions les plus intenses sont observables au niveau des bâtonnets de Heidenhain et, plus faiblement, au niveau du chondriome des cellules spéciales de la pièce intermédiaire et du système collecteur.

Les réactions des lipides sont négatives au niveau des vacuoles.

Graisses. — Les graisses du rein du Chien ne se conservent dans les pièces fixées que par l'acide osmique qu'elles réduisent pour donner des boules noires. Par fixation au formol salé et coupes à la congélation, elles sont également conservées et se colorent en rouge par le bleu de Nil. Il est probable qu'il s'agit ici, comme l'a dit MILLOT, de graisses neutres.

B. — REIN D'EMBRYONS DE MAMMIFÈRES

Le rein des embryons de Souris de 15 à 20 jours se présente avec un très petit nombre de tubes bien différenciés et fonctionnels ; ces tubes, très peu serrés les uns à côté des autres, occupent la zone centrale de l'organe. Toute la zone périphérique est formée de tubes

jeunes, en voie de différenciation, à lumière virtuelle ou nulle et caractérisée par de très fréquents mitoses.

1^o TECHNIQUES MITOCHONDRIALES

Tubes différenciés. — Le tube à bordure en brosse apparaît comme constitué des mêmes éléments que chez l'adulte ; mais les noyaux sont plus serrés et plus nombreux sur une coupe transversale, le chondriome réduit à quelques bâtonnets courts et épais.

Tubes peu différenciés. — Les noyaux sont extrêmement serrés et il n'y a pour ainsi dire de protoplasme qu'à l'apex des cellules où l'on discerne avec peine quelques petites mitochondries. On peut parfois distinguer aussi un ou deux filaments allongés sur le flanc des noyaux.

2^o IMPRÉGNATIONS MÉTALLIQUES

Tubes différenciés. — L'imprégnation se présente sous la forme de très grosses nodosités (Fig. 12, *d.*) représentant des vacuoles qui

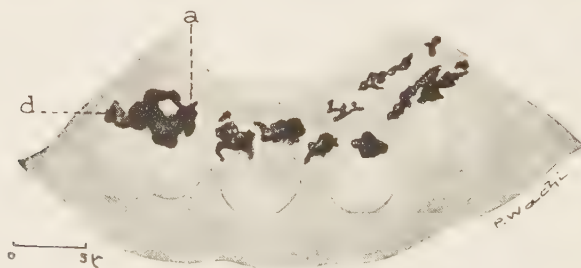


Figure 12. — Embryon de Souris. Cellules à bordure en brosse d'un tube fonctionnel. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

L'imprégnation intéresse uniquement des éléments vacuolaires et apicaux. *d.* : gros dictyosomes formés par la fusion de plusieurs vacuoles ; *a.* : arête claire due à la rétraction du contenu des vacuoles au moment de la fixation.

ont plus ou moins diffusé au moment de la fixation en formant des fuseaux capables de s'anastomoser entre eux. D'ailleurs cette imprégnation, toujours localisée dans la zone supranucléaire, n'intéresse

à peu près jamais le chondriome. Les dictyosomes représentant le contenu vacuolaire imprégné sont entourés d'une aréole de rétraction (Fig. 12, *a*).

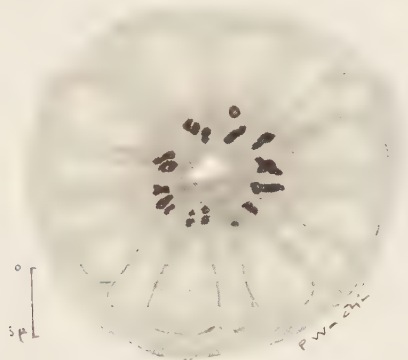


Figure 13. — Fœtus de Rat quelques heures avant la naissance. Tube à bordure en brosse en voie de différenciation. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

L'imprégnation met en évidence des éléments vacuolaires plus ou moins déformés situés à l'apex des cellules.

Tubes peu différenciés. — Les nodosités imprégnées sont moins volumineuses, moins nombreuses et généralement de formes plus régulières : deux ou trois sphérules noires au pôle apical du noyau. Il s'agit, bien entendu, de vacuoles imprégnées (Fig. 13).

C. — REIN DE MAMMIFÈRES A LA NAISSANCE

L'étude a porté sur des fœtus à terme pris, d'une part, quelques heures avant la naissance et, d'autre part, quelques heures après. Nous avons étudié le Chien et le Rat. La description qui va suivre est celle du rein de Chien : il n'existe pas de différence appréciable qui nécessite une autre description pour le rein du Rat. Nous ne décrirons d'ailleurs que ce qui se passe dans le tube à bordure en brosse, qui seul est le siège de phénomènes particuliers ; les autres segments sont tels que nous les avons vus chez l'adulte.

Nous allons comparer deux fœtus de chien d'une même mère et de la même portée. L'un des chiens a été fixé une demi-heure après la naissance ; mais, dès la naissance du premier Chien, nous avons pratiqué l'autopsie de la mère et fixé un autre Chien encore enveloppé

dans ses enveloppes placentaires. C'est ce dernier que nous allons décrire en premier lieu.

a) **FŒTUS DE CHIEN A TERME, N'AYANT PAS RESPIRÉ**

1^o TECHNIQUES MITOCHONDRIALES

L'examen du rein de fœtus à terme révèle, comme chez l'embryon de Souris, la permanence, à la périphérie de la zone corticale, de tubes en voie de différenciation. Nous ne décrivons plus ces tubes, qui sont tout à fait de même type que ceux de l'embryon de souris. Parmi les tubes fonctionnels, on distingue deux catégories selon qu'ils sont, ou non, envahis par des graisses ; l'aspect en devient alors très différent.

Tubes sans graisse. — Les bâtonnets de Heidenhain sont bien formés, mais sont beaucoup plus fins et moins drus que chez l'adulte. En outre, les cellules sont bourrées de granulations plus ou moins volumineuses, capables d'atteindre parfois la taille d'un demi noyau. Ces granulations prennent généralement la fuchsine, mais peuvent, après la coloration de Volkonsky, présenter des croissants bleus. Les grains, surtout les plus gros, ne sont pas colorés d'une façon homogène, mais présentent un centre assez clair avec un pourtour plus foncé, ou encore des précipités marginaux de rouge intense. Ces formations granulaires avaient déjà été signalées par VAN DER STRICHT (1892).

Tubes à graisse. — Les cellules sont complètement distendues par les gouttelettes de graisse ; il ne reste que de fins trabécules protoplasmiques où sont logés les filaments chondriosomiques qui, d'ailleurs, n'ont plus rien de l'aspect des bâtonnets de Heidenhain. Ce qui reste de protoplasme finit par se localiser autour du noyau et le long des membranes cellulaires. Nous avons là, exagéré, l'aspect des tubes à graisse du Chien adulte ; mais le nombre de ces tubes est comparative-ment bien plus considérable et la dimension des gouttes de graisse ainsi que la distension des cellules bien plus forte encore. Tous les intermédiaires existent au surplus entre des cellules encore normales, dont le protoplasme ne contient que quelques petites gouttes de graisse, et des tubes où les cellules, considérablement distendues, ne

sont plus que des sacs de graisse. Dans ces dernières, bien entendu, on ne voit absolument plus que la graisse, tandis que dans les premières on peut voir, outre les gouttelettes de graisse, les granulations fuchsinophiles précédemment décrites. Il ne nous a pas été possible d'établir si cet envahissement graisseux intéressait une partie de tous les néphrons ou, au contraire, la totalité de certains néphrons seulement.

2^o IMPRÉGNATIONS MÉTALLIQUES

Tubes sans graisse. — Les granulations visibles sur les préparations mitochondriales subissent l'imprégnation à des degrés divers. Les grains les plus basaux sont généralement imprégnés *in toto* (Fig. 14, g_1) ; d'autres présentent un pourtour foncé avec un centre clair. Certains montrent des croissants noirs sur un fond gris ou clair, ou encore des précipités marginaux noirs (Fig. 14, g_2). Dans la grande

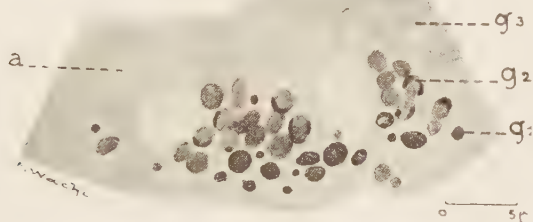


Figure 14. — Fœtus de Chien quelques heures avant la naissance. Cellules à bordure en brosse d'un tube à grains. — Imprégnation à l'argent (Cajal).

L'imprégnation met en évidence un système de grains dont les uns, situés les plus bas : g_1 , sont imprégnés *in toto* ; d'autres : g_2 présentent des précipités et croissants noirs sur fond gris, tandis que les grains les plus apicaux : g_3 , échappent à l'imprégnation. *a.* : aréole claire produite par la rétraction du contenu vacuolaire au moment de la fixation.

généralité des cas ces granulations imprégnées sont isolées ; elles peuvent néanmoins s'agréger parfois en grosses nodosités à contour irrégulier. Il est presque toujours possible de distinguer, autour des grains imprégnés, une aréole claire (Fig. 14, *a.*) qui représente la rétraction du contenu de la vacuole au moment de la précipitation de ce contenu par le fixateur ; les grains en question représentent le précipité du contenu vacuolaire. Ce précipité peut parfois se fragmenter :

on obtient alors plusieurs grains dans une seule vacuole, c'est-à-dire entourés par la même aréole. La zone apicale des cellules est exempte en général de l'imprégnation : c'est elle cependant qui contient les plus grosses granulations qui demeurent visibles grâce à leur forte réfringence (Fig. 14, u_3). Enfin si, dans l'ensemble, l'imprégnation porte surtout sur des grains, elle n'exclut pas toujours celle de fins éléments mitochondriaux s'insinuant entre eux.

Tubes à graisse. — Il est très difficile d'obtenir des résultats au niveau des tubes à graisse. Cependant, lorsque les cellules ne sont pas trop distendues, on peut voir dans les trabécules protoplasmiques quelques fines granulations noires représentant ce qui reste du vacuome de ces cellules.

b) REIN DE CHIEN FIXÉ UNE DEMI-HEURE APRÈS LA NAISSANCE

1^o TECHNIQUES MITOCHONDRIALES

Tubes sans graisse. — Nous allons rencontrer chez cet animal tous les intermédiaires entre ce que nous venons de décrire et le tube normal de l'adulte. Certains tubes sont encore bourrés de grains et absolument dans le même état qu'avant la naissance : mais, dans d'autres, les grains, d'ailleurs plus petits, n'occupent plus que la partie apicale des cellules, tandis que le chondriome a déjà repris son aspect classique de bâtonnets raides et denses. Dans d'autres tubes enfin nous n'avons plus de grains : les cellules sont comparables à celles de l'adulte, remplies par les grands bâtonnets de Heidenhain.

Tubes à graisse. — Les tubes à graisse semblent moins nombreux et moins gros que dans le cas précédent : les cellules sont, en général, moins distendues et il est plus facile de discerner la structure des travées protoplasmiques contenant de fins chondriocontes flexueux. En somme, il y a une tendance à la diminution dans l'importance de l'accumulation graisseuse : une partie des graisses a dû être évacuée, mais alors que l'évacuation des grosses granulations fuchsino-philés est déjà fort importante, celle des graisses se produit beaucoup plus lentement.

2^o IMPRÉGNATIONS MÉTALLIQUES

Nous ne décrirons que les tubes sans graisse, les tubes à graisse qui subsistent étant absolument comparables à ceux observés avant la naissance.

Certains tubes à grains offrent les mêmes images que chez le fœtus avant la naissance : les cellules sont bourrées de grains diversement imprégnés, avec des croissants noirs et des précipités marginaux, les grains les plus fortement imprégnés occupant la base des cellules. Dans la plupart des tubes cependant, les grains imprégnés *in toto*, toujours de petite taille, sont beaucoup plus apicaux que dans le cas précédent et il ne reste plus à l'apex de la cellule de grosses enclaves non imprégnées fortement réfringentes (Fig. 15). Il s'agit, en somme,

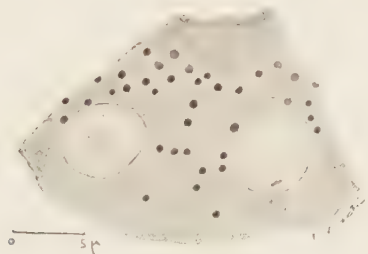


Figure 15. — Jeune Chien nouveau-né. Cellules à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent (Cajal).

Comparer avec la figure 14. Les gros grains ont disparu ; il ne reste plus que des grains correspondant à g_1 ; mais ceux-ci remontent et tendent à occuper la place qu'ils auront chez l'adulte (voir Fig. 3).

d'un déplacement, vers la lumière du tube, de l'ensemble des grains après évacuation probable dans cette lumière des plus gros d'entre eux. Dans d'autres tubes, les grains imprégnés sont remontés à l'apex des cellules. Dans d'autres enfin, nous retrouvons les images du Chien adulte avec de petites vacuoles imprégnées situées au sommet des bâtonnets mitochondriaux, tous les grains et déchets accumulés pendant la vie intra-utérine ayant disparu.

TECHNIQUES HISTOCHIMIQUES

(RÉSULTATS VALABLES POUR LES CAS a ET b)

Graisse. — Nous avons obtenu chez ces Chiens à la naissance les

mêmes résultats que pour les adultes. Il s'agit bien, dans l'accumulation des graisses pendant la vie intra-utérine, du même phénomène que nous retrouvons chez l'adulte, mais à une plus grande échelle. C'est une accumulation de graisses neutres que l'on ne peut conserver en place dans les pièces fixées qu'après noircissement par l'acide osmique.

Lipides. — Nous avons également appliqué à l'étude de ces reins les techniques de Dietrich à l'hématoxyline de Kultschitzky et celle de Ciaccio au Soudan III. La technique de Ciaccio, seule spécifique des lipides, n'est positive qu'au niveau des bâtonnets, mais non des grains qui restent parfaitement incolores. L'hématoxyline de Kultschitzky noircit, au contraire, des grains, comme elle noircit le nucléole des noyaux ; mais on sait que ce noircissement, d'ailleurs différent de la teinte bleue-violette que prennent les lipides, se produit chaque fois que l'on a affaire au noyau purique que l'on ne peut s'étonner de trouver dans ces grains accumulés.

c) CAS DU RAT A LA NAISSANCE

La seule différence notable que présentent les reins de Rat à la naissance est qu'il n'existe pas, comme chez le Chien, de séparation, dans des tubes distincts ou des segments de tubes distincts, de l'accumulation de grains et de l'accumulation de graisses. Les graisses s'accumulent tout le long du tube à bordure en brosse en plus des grains, mais sans jamais aboutir à des tubes distendus et bourrés de grosses vésicules graisseuses comme chez le Chien. Il y a, dans toutes les cellules, coexistence des graisses et, comme chez le Chien, les graisses restent encore présentes dans les cellules alors que les grains ont disparu.

III. — CONCLUSIONS

On sait que le tube urinaire des Mammifères débute par un corpuscule de Malpighi comprenant un gros glomérule entouré d'une capsule de Bowmann. Il est directement suivi du segment à bordure apicale différenciée, et ce segment apparaît plutôt sous l'aspect d'une cuticule striée que d'une véritable bordure en brosse. Le chon-

driome, connu sous le nom de *bâtonnets de Heidenhain*, présente son maximum de développement dans la partie proximale sinueuse du tube ; les bâtonnets sont moins denses et moins longs dans la partie distale rectiligne, ainsi que TURCHINI l'a récemment démontré. Dans les cellules du premier segment, nous avons pu mettre en évidence une véritable zone de Golgi qui comprend toujours les éléments du vacuome avec ou non participation des éléments périvacuolaires du chondriome et d'une zone lipidique diffuse périnodulaire. La situation de cet ensemble oscille depuis une position franchement apicale jusqu'à une position paraéquatoriale.

Chez le Chien et le Chat, le premier segment est fréquemment (toujours chez le Chat) le siège d'un envahissement graisseux ; mais alors que chez le Chat les gouttelettes de graisse neutre sont les plus nombreuses dans la partie proximale du tube, chez le Chien l'envahissement est limité à la partie distale rectiligne du tube. Dans ce dernier cas, au surplus, l'envahissement graisseux est tel que les autres constituants cellulaires ont presque complètement disparu. Chez le fœtus du Chien, nous retrouvons cet envahissement graisseux comparable à celui de l'adulte ; mais le tube à bordure en brosse est également le siège d'une accumulation de produits figurés qui a tendance à disparaître très rapidement après la naissance.

Si nous essayons de comparer les résultats obtenus dans l'étude des constituants cytoplasmiques du premier segment, chez l'adulte, chez l'embryon, et chez le fœtus, avant et après la naissance, qui marque un état de crise particulièrement intéressant, nous constatons que c'est seulement chez l'adulte que nous avons pu décrire une zone de Golgi bien constituée, comprenant le vacuome, une certaine partie du chondriome qui, par son voisinage avec des vacuoles relativement bien localisées a pu acquérir des propriétés spéciales, et même une zone également spécialisée dans le cytoplasme. C'est seulement, en effet, chez l'adulte normal que les conditions nécessaires à l'établissement d'une parcellle zone sont réalisées. Chez l'embryon, le vacuome est tout à fait apical et le chondriome, très réduit, n'a pas encore subi la différenciation qui le rendrait capable de participer à la constitution de la zone. Chez le fœtus à terme, le chondriome est beaucoup plus différencié ; mais, pendant la vie intra-utérine, les cellules rénales sont le siège d'une forte accumulation que ne compense pas une excrétion correspondante et il s'ensuit un déséquilibre qui aboutit à la migration des vacuoles vers la base de la cellule. A mesure

que se produit l'expulsion des enclaves, le vacuome remonte vers la place qu'il occupera chez l'adulte, mais nous n'avons pas encore de zone de Golgi constituée. L'établissement de cette zone suppose, en effet, un équilibre qui n'est pas encore acquis, entre l'élaboration des produits et leur expulsion. Le stockage des produits pendant la vie intra-utérine a rompu cet équilibre et la réapparition de la zone de Golgi ne se produira que lorsque cet équilibre sera rétabli.

Le troisième segment, ou pièce intermédiaire, débute par une partie rectiligne : la branche ascendante de l'anse de Henle. Les cellules, sans bordure apicale différenciée, possèdent encore des bâtonnets de Heidenhain, mais plus courts que dans le premier segment. Notons de plus une tendance marquée à l'antepulsion des noyaux, tout à fait caractéristique de ce segment. Ces cellules possèdent une zone de Golgi localisée au haut des bâtonnets, à laquelle participent les représentants du vacuome ainsi que certains chondriosomes sinueux péri-vacuolaires.

C'est à partir de la deuxième portion de la pièce intermédiaire, ou segment de Schweigger-Seidel, que vont apparaître les différences fondamentales entre les espèces que nous avons étudiées. Les animaux carnivores et omnivores, tels que le Chien, le Chat, le Rat et la Souris se caractérisent par l'apparition, dans le segment de Schweigger-Seidel, de deux catégories bien distinctes de cellules, les unes prenant rapidement l'aspect de simples cellules de revêtement (cellules banales), tandis que les autres présentent un aspect de haute différenciation. Ces cellules, que nous avons appelées « *cellules spéciales* », sont globuleuses et leur pôle apical très développé fait saillie dans la lumière du tube. Ce dôme apical est rempli de chondriosomes fortement fuchsinophiles en forme de filaments courts et sinueux. Dans la plus grande partie du système collecteur, presque jusqu'à l'extrémité des tubes de Bellini, ces différences ne font que s'amplifier entre les deux catégories d'éléments, les cellules spéciales se raréfiant toutefois à mesure que l'on s'approche des papilles. Les cellules spéciales présentent une argentophilie caractéristique, comme l'a découvert OKKELS ; on peut néanmoins y mettre en évidence un vacuome formé de trois ou quatre grosses nodosités juxta-nucléaires. Chez le Lapin et le Cobaye, herbivores, les différences entre les cellules banales et les cellules spéciales sont beaucoup moins accusées ; elles n'en existent pas moins sûrement, car les cellules spéciales conservent leur argentophilie marquée. Leur fréquence est d'ailleurs beaucoup moins forte que chez les autres

animaux et elles disparaissent très rapidement vers le milieu du tube de Bellini. Au contraire, les cellules banales sont plus différenciées que chez les animaux du premier groupe ; elles possèdent un chondriome plus riche et différencié dans la région apicale des cellules. La zone de Golgi, apicale également, est très développée. Cette différenciation des cellules banales ne fait qu'augmenter, à mesure que l'on s'avance dans le tube de Bellini, pour aboutir à de hautes cellules prismatiques à chondriome filamenteux dans la région des papilles. En réalité, on constate que la surface totale des chondriosomes des cellules banales et spéciales est plus grande chez les Herbivores que chez les autres, mais elle est plus également répartie entre les cellules.

CHAPITRE III

LE REIN DES OISEAUX

I. — HISTORIQUE

HÜFNER, en 1866, distinguait déjà dans le canalicule urinaire un tube à bordure en brosse, une anse et un tube collecteur. En 1910, POLICARD et LACASSAGNE publient une étude histophysiologique du rein du Pigeon et donnent une description du tube urinaire. Il comprend un corpuscule de Malpighi constitué d'un glomérule et d'une capsule. Le glomérule est de petite taille, formé d'une masse centrale autour de laquelle les capillaires sanguins décrivent des lacets. A partir de la capsule on rencontre successivement un segment à bordure striée, un segment grêle, un segment à bâtonnets et un segment excréteur. Le segment à bordure striée, qui suit la capsule sans l'intermédiaire d'un collet, constitue le cortex du rein. Sous la bordure striée se trouve un réseau bien net de bandelettes obturantes ; le protoplasme renferme des chondriocentes, particulièrement abondants dans la région infranucléaire. En outre, les cellules renferment des vacuoles colorables au rouge neutre, surtout dans la région supranucléaire dépourvue de chondriosomes. Il existe de grandes variations quant à la teneur des différents tubes en vacuoles et en chondriosomes. La lumière des tubes excréteurs est pleine de très petites concrétions uratiques.

SUZUKI (1912) et HÜBER (1917) donnent également une description du canalicule urinaire. Enfin LI-KOUE-TCHANG, en 1923, publie un travail consacré au rein des Oiseaux ; il confirme la description anatomique de POLICARD et LACASSAGNE et précise la structure cytologique des différents segments (Fig. 16). Il signale des variations de chromatocité du noyau des cellules du segment à bordure striée. Les mitochondries des cellules de ce segment sont granuleuses, contrairement à ce qu'avaient décrit les auteurs précédents, et elles ne sont même

pas alignées en chondriomites. Outre les vacuoles colorables par le rouge neutre, l'auteur décrit des grains qu'il assimile aux grains de ségrégation du rein de Reptile. Le segment grêle est tapissé par un épithélium assez élevé, différant ainsi beaucoup du segment grêle des Mammifères. Le segment à bâtonnets est presque entièrement



Figure 16. — Schéma du tube urinaire des Oiseaux (d'après Li-Koue-Tchang).

G : glomérule ; 1 : tube à bordure en brosse ; 2 : tube grêle ; 3 : segment à bâtonnets ; 4 : segment intermédiaire ; 5 : tube collecteur.

dans la moelle, les noyaux collés à la membrane apicale, ce qui semble indiquer une polarité différente de celle du premier segment ; les bâtonnets, assez grêles et peu serrés, n'atteignent jamais l'apex cellulaire. Le segment excréteur se différencie du précédent par la nature de son épithélium ; mais le passage est progressif, les cellules devenant peu à peu cylindriques. Certaines cellules sont remplies de mitochondries granulaires très fines ; souvent même le cytoplasme apical de ces cellules forme un dôme du côté de la lumière. La lumière du segment excréteur est, en outre, bourrée de concrétions uratiques : certaines cellules peuvent même en être remplies. L'auteur pense qu'il s'agit là d'une imprégnation totale d'une cellule dégénérée. En 1924, KRAUSE donne également une description des reins des Oiseaux.

OKKELS, en 1928, imprégnant à l'argent par la méthode de da Fano

des reins de Pigeon, constate que, dans le segment excréteur, il existe des différences considérables entre les cellules : quelques-unes se noircissent d'une façon homogène, tandis que les cellules avoisinantes apparaissent vides. L'auteur fait remarquer que cette différence correspond à celle qu'avait déjà signalée LI-KOUE-TCHANG.

II. — RECHERCHES PERSONNELLES

Nous avons étudié le rein du Pigeon et celui du jeune Poulet. La grande ressemblance entre les résultats obtenus chez ces deux animaux nous autorise à en donner une description commune.

Constitution du tube urinaire. — Au cours de la description, nous adopterons pour le tube urinaire la classification suivante :

I. — Corpuscule de Malpighi, comprenant le glomérule et la capsule de Bowmann.

II. — Tube à bordure en brosse (cortical).

III. — Tube grêle.

IV. — Pièce intermédiaire comprenant :

a) Un segment à bâtonnets (principalement médullaire).

b) Un segment intermédiaire (cortical).

V. — Tube collecteur (médullaire).

1^o TECHNIQUES CYTOLOGIQUES GÉNÉRALES

Corpuscule de Malpighi. — Le glomérule du rein des Oiseaux est constitué par un noyau conjonctif autour duquel est pelotonné un capillaire sanguin. La capsule de Bowmann est revêtue d'un épithélium plat. Les cellules, presque endothélioformes, sont très peu différenciées. On ne peut distinguer que de rares filaments mitochondriaux sur les flancs du noyau.

Tube à bordure en brosse. — Le tube à bordure en brosse (Fig. 17, tube 1) suit immédiatement la capsule de Bowmann ; en coupe transversale, il se présente toujours avec une lumière extrêmement faible, et souvent même virtuelle. La bordure caractéristique de ce segment est très différenciée : il s'agit ici de cils assez longs, formant une belle brosse, insérés sur l'apex cellulaire par l'intermédiaire de granules

basaux toujours très facilement visibles. L'ensemble des granules basaux et des bandelettes obturantes, également développées, permet de reconnaître le segment en question, fût-ce à un très faible grossissement.



Figure 17. — Pigeon. Coupe de tubes urinaires. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

1. Tube à bordure en brosse avec ses vacuoles apicales claires : *v*.
2. Segment à bâtonnets.
3. Segment intermédiaire. On observe deux catégories de cellules : des cellules à mucus : *m*. et des cellules spéciales : *c. s.* possédant des chondriocotes allongés.

Les cellules sont cubiques et les noyaux, volumineux et arrondis, présentent un ou deux gros nucléoles plasmatiques. L'appareil mitochondrial, très développé, se prête mal à l'examen parce qu'il est très fragile et qu'il donne souvent lieu, après fixation, à de nombreuses altérations. De plus, la ténuité de ses éléments et sa forte densité en rendent l'analyse des plus pénibles. Toutefois, par des fixations, suivies d'une post-chromisation appropriée, on obtient un système de chondriocotes en filaments très minces et sinueux, qui montent depuis la base de la cellule jusqu'à la région apicale en dépassant nettement le pôle apical des noyaux. Notons cependant au pôle apical une zone réservée en clair (Fig. 17, *v*). Dans certains tubes, on peut observer dans cette zone un ou deux gros grains qui prennent fortement la fuchsine.

Tube grêle. — Le tube grêle manque chez certaines espèces ; là

où il existe il est très court ; les cellules sont très plates et leurs noyaux font saillie dans la lumière du tube urinaire. De part et d'autre du noyau, de courts et rares chondriosomes constituent tout l'appareil mitochondrial.

Pièce intermédiaire. — Ce segment se distingue aisément du tube à bordure en brosse par l'absence complète de différenciation de la membrane apicale. Il n'y a ni bordure en brosse, ni granulations basales, ni système de bandelettes obturantes. Les cellules sont, en outre, beaucoup moins hautes et la lumière plus large que dans le premier segment. En coupe transversale, les noyaux apparaissent plus nombreux et plus serrés que dans le tube à bordure en brosse.

Les caractères cytologiques nous permettent de distinguer deux parties dans la pièce intermédiaire :

1^o Segment à bâtonnets (Fig. 17, tube 2). — L'appareil mitochondrial est très fragile, ce qui explique les formations granulaires souvent décrites au niveau du chondriome de ces éléments. Nous avons cependant réussi à obtenir un ensemble de bâtonnets courts, épais et raides ; leur faible densité en permet au besoin un dénombrement facile. Ces bâtonnets partent du bas de la cellule et s'élèvent sur les flancs des noyaux, sans toutefois jamais en dépasser le pôle apical. Dans certaines cellules, les noyaux sont particulièrement apicaux ; dans ce cas, les bâtonnets existent sous les noyaux et forment une assise palissadique ininterrompue.

Ce segment, après un trajet médullaire rectiligne, remonte vers l'écorce et se poursuit par un tube sinueux.

2^o Segment intermédiaire (Fig. 17, tube 3). — Nous appelons de ce nom le tube contourné qui prend naissance à l'extrémité corticale du segment rectiligne à bâtonnets et se termine par le tube collecteur, également rectiligne, qui, partant de la zone corticale, se dirige vers la moelle. Ce qui caractérise ce segment c'est une transition progressive entre les caractères des cellules à bâtonnets et ceux des cellules du tube collecteur terminal. Cette évolution se marque par une disparition progressive des bâtonnets et par une apparition corrélative du mucus à l'intérieur des cellules (Fig. 17, *m.*) ; dans les portions terminales du segment intermédiaire, les cellules sont envahies par le mucus. Les images que nous avons observées permettent même de considérer un cycle dans le fonctionnement de ces éléments. Le mucus apparaît, à l'apex des noyaux, au sein d'un

frêle lacis chondriosomique ; mais il ne reste pas cantonné dans cette région apicale et il gagne la base de la cellule en descendant le long des flanes du noyau. Certains tubes ont leur lumière encombrée de plaques muqueuses provenant de la zone apicale des cellules qui la bordent. La réaction spécifique de la mucine par le mucicarmine est d'ailleurs nettement positive au niveau de ces cellules et nous montre le stockage progressif du mucus qui gonfle la région apicale des cellules : celle-ci bombe peu à peu dans la lumière et finit par éclater, libérant brusquement son contenu. Lorsque la cellule s'est ainsi vidée, elle recommence à emmagasiner le mucus, d'abord au pôle apical du noyau, puis, peu à peu, dans tout le cytoplasme. Il n'y a rien d'étonnant à ce qu'un tel fonctionnement par accumulation aboutisse, dans les stades de charge maxima, à un appauvrissement considérable en constituants mitochondriaux.

Tandis que ces cellules, primitivement cellules à bâtonnets, se différencient peu à peu en cellules muqueuses (ce qui sera la caractéristique du revêtement du tube collecteur), il en est d'autres qui, intercalées entre elles, subissent une évolution très différente (Fig. 17, c. s.). Pour plus de clarté dans l'exposé, nous appellerons ces éléments *cellules spéciales* et, par opposition aux cellules banales de revêtement dont nous venons de retracer l'évolution muqueuse. Bien avant l'apparition du mucus dans les cellules banales, il est facile de distinguer les cellules spéciales, grâce à leur richesse particulière en constituants mitochondriaux et par la localisation intracellulaire de ceux-ci. Le chondriome est constitué de filaments sinueux, très fuchsiophiles, accumulés sur les flanes du noyau et surtout dans la région supranucléaire, où il est beaucoup plus développé que dans les cellules banales. Cette région supranucléaire, bourrée de filaments mitochondriaux, fait elle-même fréquemment saillie dans la lumière. D'une manière générale, ces éléments apparaissent plus volumineux que les cellules banales et leurs noyaux sont chromatiques ; cela surtout dans les premières portions de cette pièce intermédiaire où le mucus n'est pas encore venu envahir les cellules banales. Dans les portions terminales, au contraire, les cellules muqueuses sont plus volumineuses que les autres, qui apparaissent alors comme étranglées entre les cellules banales. Les faces latérales des cellules spéciales sont concaves, la face supérieure est en léger dôme, tandis que la base est souvent étalée sous les cellules voisines. On ne peut qu'être frappé de la ressemblance de ces éléments, déjà aperçus par Li-

KOUÉ-TCHANG, avec ce que nous avons décrit chez les Mammifères, et particulièrement chez le Cobaye, au niveau des cellules spéciales.

Tube collecteur. — Au segment intermédiaire fait suite le tube collecteur. Les cellules deviennent de plus en plus hautes et prismatiques, tandis que la lumière devient de plus en plus large. Le tube collecteur, après un trajet rectiligne, à travers la région médullaire, vient confluer avec l'uretère. Les caractères cytologiques des éléments nous révèlent que nous trouvons ici, comme dans le segment précédent, deux catégories de cellules.

Les cellules de revêtement proprement dit, ou cellules banales, sont prismatiques : le noyau est au milieu de la hauteur des cellules, tandis que tout l'apex des cellules est rempli de mucus (Fig. 18, *m.*). Dans cette région apicale, on peut déceler de rares filaments mitochondriaux très fins, serpentant entre les gouttes de mucus. Mais le revêtement de cellules prismatiques à plateau muqueux (Fig. 18, *c. m.*) que nous venons de décrire n'est pas continu ; de place en place s'intercalent, dans le tube, des cellules non muqueuses. Au début du segment, ces cellules sont absolument les mêmes que les cellules spéciales décrites dans la pièce intermédiaire. Elles sont seulement plus hautes, mais toujours caractérisées par une accumulation apicale d'un chondriome riche en lipides et par la forte chromaticité de leurs noyaux.

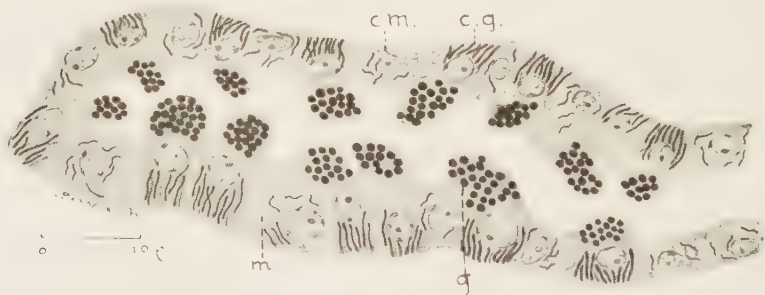


Figure 18. — Pigeon. Tube collecteur. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

La figure montre les deux catégories de cellules : les cellules muqueuses : *c. m.* bourrées de mucus : *m.* ; les cellules granuleuses : *c. g.* qui possèdent un chondriome basal développé et dont l'apex contient de nombreux grains fuchsinophiles : *g.*

Mais à mesure que l'on s'avance dans le tube collecteur, on constate que l'apex de ces cellules contient de moins en moins de filaments mitochondriaux et que, en revanche, il se remplit de grains. Dans les

régions moyennes et terminales du tube collecteur, les cellules spéciales ont toutes cédé la place à de telles cellules granuleuses (Fig. 18. c. 2.). Si l'on examine avec soin ces éléments, on peut observer différentes phases dans la mise en charge des produits qui gonflent l'apex. Lorsque celui-ci est tout à fait gonflé par les grains, il se détache et l'on rencontre fréquemment, dans la lumière des tubes collecteurs, des boules protoplasmiques bourrées de ces grains. Les grains en question (Fig. 18. 2.) sont assez petits et fuchsinophiles : ils se colorent soit *in situ*, soit sous forme de croissants rouges sur fond plus clair, ou encore présentent tout le pourtour foncé et le centre clair.

2° IMPRÉGNATIONS MÉTALLIQUES

Tube à bordure en brosse. — Les images obtenues par les imprégnations métalliques au niveau du tube à bordure en brosse diffèrent plus ou moins du fait que l'imprégnation s'est étendue à plus ou moins de constituants protoplasmiques divers. Nous avons fréquemment obtenu une imprégnation limitée à trois ou quatre corps de Golgi arrondis (Fig. 19. c.). Ces formations, qui correspondent mani-

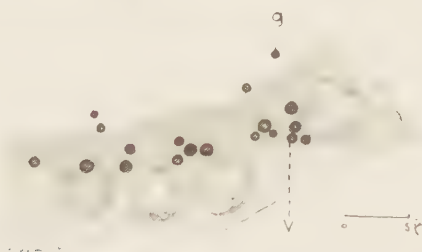


Figure 19. — Pigeon. Cellules à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent (Cajal).

L'imprégnation est purement vacuolaire. *v.* : vacuoles ; *g.* : grains d'origine vacuolaire saisis au moment de l'excrétion.

festement aux grains fuchsinophiles visibles par les techniques mitochondriales, proviennent évidemment de l'imprégnation de vacuoles ou de leurs dérivés : grains plus ou moins évolués. Ces grains, en position généralement supranucléaire, peuvent néanmoins se trouver quelquefois sur les flancs des noyaux. Il s'agit certainement de grains

envacuolés, car on distingue aisément l'aréole claire (Fig. 20. *a.*) produite par la rétraction du contenu des vacuoles lors de la fixation. En d'autres cas, l'imprégnation n'est pas purement vacuolaire, mais on observe entre les vacuoles (Fig. 20. *v.*) et les grains arrondis, bien

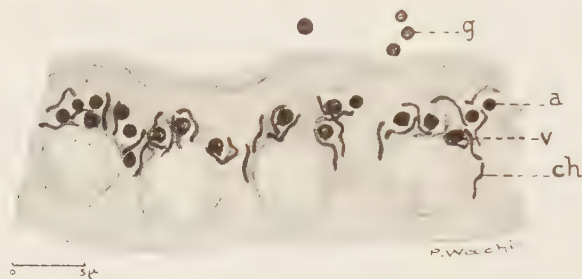


Figure 20. — Pigeon. Cellules à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

L'imprégnation intéresse, outre les vacuoles : *v.*, des chondriosomes de la zone de Golgi : *ch.*, qui serpentent entre les vacuoles. *a.* : aréole produite par la rétraction du contenu vacuolaire au moment de la fixation. *g.* : grains d'origine vacuolaire saisis au moment de l'excrétion.

imprégnés en noir, des chondriocotes sinueux accolés aux vacuoles et ayant participé, eux aussi, à l'imprégnation (Fig. 20, *ch.*). Mais, tandis que les grains envacuolés sont généralement bien noirs, les chondriocotes périvacuolaires sont moins foncés et apparaissent en gris. Fréquemment d'ailleurs, il se produit au contact des vacuoles une accumulation de lipides diffus dans le cytoplasme, qui lui confèrent à ce niveau une teinte plus foncée. Nous avons donc ici la mise en évidence des constituants fondamentaux d'une véritable zone de Golgi, comme l'a définie PARAT, avec accumulation, autour des vacuoles imprégnées, de chondriocotes et de lipides diffus qui participent eux aussi à l'imprégnation. Enfin, d'autres préparations nous ont donné, dans la zone de Golgi (Fig. 21. *z. g.*), des images, en apparence plus complexes, dues seulement à des altérations provoquées par la fixation. On obtient alors des nodosités plus ou moins fuselées que provoque la diffusion du contenu vacuolaire. Ces nodosités, quelquefois jumelées, peuvent être, ou non, accolées à des filaments sinueux imprégnés représentant le chondriome intervacuolaire.

La position de l'ensemble de l'imprégnation des cellules dans le tube à bordure en brosse est plutôt supranucléaire ; tous les intermédiaires existent cependant entre une position franchement apicale et une position paraéquatoriale. Notons d'autre part que, chez les

Oiseaux, il est particulièrement aisé d'obtenir, comme nous l'avons vu, des images pures d'imprégnation vacuolaire sans altération de la forme des vacuoles, ce qui tient certainement à la nature relativement solide du contenu des vacuoles. Il s'agit ici de véritables grains

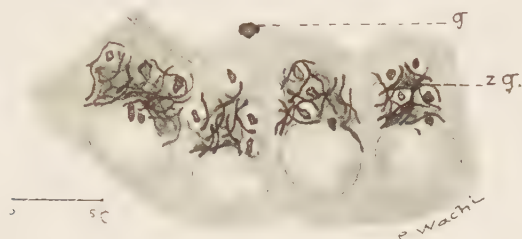


Figure 21. — Pigeon. Cellules à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

L'imprégnation est de même type que celle de la figure 20, mais les vacuoles imprégnées sont de forme irrégulière. Le chondriome et les lipides diffus de la région vacuolaire participent également à l'imprégnation ; l'ensemble constituant une zone de Golgi : *z. g.* ; *g.* : grains d'origine vacuolaire saisis au moment de l'excrétion.

C'est sans doute à cette solidité des grains que l'on doit de rencontrer fréquemment, dans les préparations, de ces grains imprégnés, dans la lumière du tube rénal et dans la bordure en brosse (Fig. 19, 20, 21, *g.*). On peut supposer que la désintégration des grains n'est pas

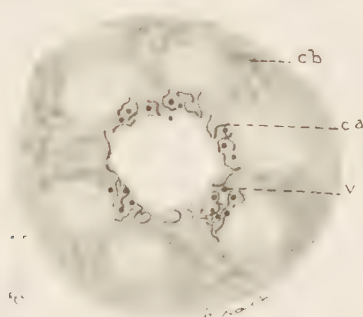


Figure 22. — Pigeon. Segment à bâtonnets. — Imprégnation à l'argent (Cajal).

L'imprégnation intéresse le vacuome : *v.* et des chondriosomes apicaux : *c. a.* ; le chondriome basal : *c. b.*, altéré, est représenté par des boules grises.

immédiate et qu'ils conservent leur forme quelque temps après leur excrétion dans la lumière du tube urinaire.

Pièce intermédiaire. — 1^o *Segment à bâtonnets.* — L'impré-

gnation met en évidence une zone de Golgi supranucléaire : les images obtenues sont souvent très pures et démontrent très nettement la participation de petites vacuoles et de filaments mitochondriaux sinueux (Fig. 22, *v.*, *c. a.*). Dans d'autres préparations (Fig. 23), on obtient un mince réseau supranucléaire formé de nodosités anastomosées, de contour irrégulier, auxquelles sont accolés des chondriosomes.

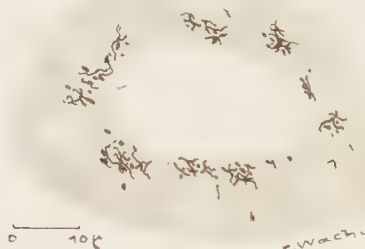


Figure 23. — Pigeon. Segment à bâtonnets. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

Les éléments de la zone de Golgi : vacuome et chondriome, sont plus ou moins anastomosés et donnent une image réticulée.

Dans la majorité des cas, les bâtonnets basaux ne participent pas à l'imprégnation ; mais on les discerne aisément grâce à leur forte réfringence. Leur forme a rarement été conservée ; ils sont, le plus généralement, vésiculisés en totalité. En certains cas même, ces vésicules provenant de l'altération des bâtonnets basaux se teignent légèrement en gris (Fig. 22, *c. b.*).

2° Segment intermédiaire. — *a) Cas des cellules banales* (Fig. 24, *c. b.*). Les cellules du début du segment intermédiaire se présentent absolument sous le même aspect que celles du segment à bâtonnets : mais, à mesure que l'on s'avance dans le tube, les images changent en même temps que disparaissent peu à peu les bâtonnets qui occupaient la plus grande place dans les cellules. Les corpuscules imprégnés ont tendance à descendre ; on peut en rencontrer même sous le noyau ; ils restent d'ailleurs toujours juxtanucléaires. Dans la plupart des cas, des vacuoles arrondies sont seules susceptibles de s'imprégner. Nous avons cependant obtenu parfois des corps de Golgi, de formes plus irrégulières, imprégnés en même temps que quelques filaments mitochondriaux.

b) Cas des cellules spéciales (Fig. 24, *c. s.*) OKKELS avait fort bien

remarqué que certaines cellules manifestaient une argentophilie telle que tout le cytoplasme devenait noir opaque ; il s'agit des cellules spéciales. L'argentophilie de leur cytoplasme est, en effet, con-

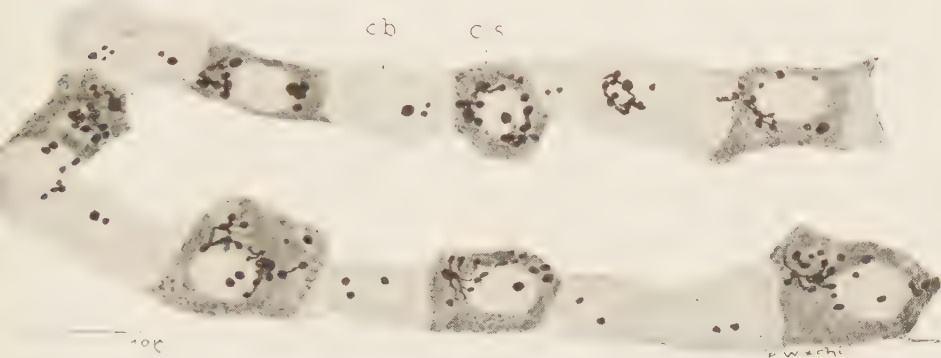


Figure 24. — Pigeon. Segment intermédiaire. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

Les cellules spéciales : *c. s.* se caractérisent par leur forte argentophilie. On y observe l'imprégnation d'éléments vacuolaires juxtanucléaires plus ou moins anastomosés avec des filaments mitochondriaux. Les cellules banales : *c. b.* ne possèdent que deux ou trois vacuoles juxtanucléaires.

sidérable ; nous avons cependant pu obtenir de nombreuses préparations dans lesquelles le fond cytoplasmique restait suffisamment clair pour que l'on puisse y discerner une structure nette. On obtient

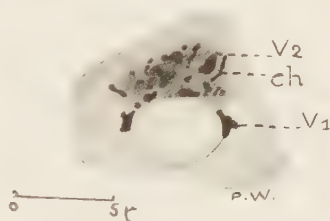


Figure 25. — Pigeon. Cellule spéciale du segment intermédiaire, partie terminale. — Imprégnation à l'argent (Cajal).

La figure montre des éléments vacuolaires juxtanucléaires : *v*₁, et des éléments vacuolaires supranucléaires : *v*₂ ; ces derniers, associés avec des chondriosomes imprégnés : *ch.*, et des lipides diffus, constituent une zone de Golgi supranucléaire.

en effet le plus souvent l'imprégnation, en noir sur fond gris, de corps arrondis principalement accumulés dans la région apicale de ces cellules qui fait saillie dans la lumière du tube (Fig. 25, *v*₂).

Quelques filaments d'origine mitochondriale participent à l'imprégnation. Ils sont accolés aux vacuoles imprégnées et s'insinuent entre elles (Fig. 25, *ch.*). L'ensemble, qui forme une coiffe supranucléaire, se prolonge vers le bas par des granulations imprégnées sur les flancs du noyau (Fig. 25, *v₁*). Dans des préparations où le fond cytoplasmique général était resté exceptionnellement clair, on constate que, dans la région supranucléaire riche en vacuoles imprégnées, le fond de la région vacuolaire demeure plus foncé que le reste du cytoplasme. On peut donc admettre qu'il existe également chez ces éléments une zone de Golgi typique et apicale, cette zone ayant d'ailleurs tendance à s'étendre à tout le cytoplasme.

Tube collecteur. — *a) Cas des cellules banales muqueuses.* — L'imprégnation se révèle sous l'aspect d'un amas collé au pôle apical du noyau, c'est-à-dire à la base des formations apicales de mucus ; il s'agit de quelques nodosités plus ou moins anastomosées et de filaments mitochondriaux, présentant aussi l'imprégnation, accolés aux nodosités et les unissant en quelque sorte entre elles (Fig. 26, *ch.*). Dans certaines cellules, les nodosités descendent de part et d'autre du noyau et, grâce à leurs anastomoses, forment autour du noyau un anneau périéquatorial.

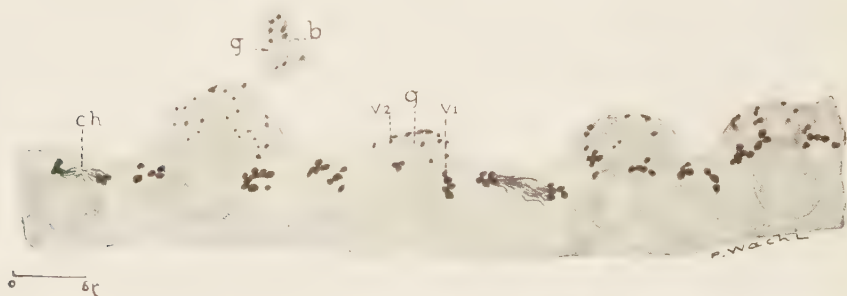


Figure 26. — Pigeon. Cellules du tube collecteur. — Imprégnation à l'argent (Cajal-alcool).

Les cellules banales possèdent des masses vacuolaires épinucléaires fréquemment réunies transversalement par des filaments mitochondriaux également imprégnés : *ch.* Les cellules granuleuses possèdent des vacuoles juxtanucléaires : *v₁* et des vacuoles apicales : *v₂* réparties parmi de nombreux grains : *g.*, qui échappent à l'imprégnation. *b.* : bulle protoplasmique formée par l'apex d'une cellule, détachée et libre dans la lumière du tube, contenant des grains : *g.*, et de petites vacuoles.

b) Cas des cellules à grains. — Les cellules spéciales du début du tube collecteur sont tout à fait comparables aux cellules spéciales du

segment intermédiaire. Il n'en est plus de même au niveau des cellules à grains, qui remplacent les cellules spéciales sur la plus grande longueur du tube collecteur. Toute la région granuleuse apicale présente une argentophilie marquée. Cependant, les grains eux-mêmes ne sont généralement pas imprégnés (Fig. 26, *g.*), tout au moins jamais *in toto* : mais, au sein de cette sorte de boule protoplasmique qui contient les grains, et entre ces grains, on distingue de fines granulations imprégnées uniformément en noir, représentant certainement de jeunes vacuoles dont les grains seraient des produits évolués (Fig. 26, *v₂*). L'ensemble de cette boule coiffe le noyau et, fréquemment, à la base de cette boule, c'est-à-dire tout contre le noyau, de part et d'autre de son apex, on peut mettre en évidence des nodosités imprégnées d'une taille plus forte que les grains dont nous venons de parler (Fig. 26, *v₁*). Nous avons retrouvé, dans nos préparations argentiques, de ces boules libres dans les lumières des tubes collecteurs (Fig. 26, *b.*). C'est surtout vers l'extrémité du tube qu'on les rencontre en plus grand nombre ; elles présentent le même aspect que celles qui coiffent encore le noyau. Il s'agirait donc ici d'un processus d'excrétion intermittent, et sans doute d'un phénomène purement mécanique. L'excrétion des produits accumulés tout autour de la zone de Golgi se produirait chaque fois que la distension de la boule apicale aurait atteint un certain degré ; une bulle se libérerait alors, remplie de grains évolués, de même que de fines granulations. Il ne semble pourtant pas que tout le système vacuolaire disparaisse, car les nodosités juxta-nucléaires demeurent probablement rattachées à ce qui reste du corps cellulaire et permettront, après reconstitution d'un pôle apical, la néoformation d'une zone de Golgi et une nouvelle élaboration de granules d'excrétion. Notons que ce type tout à fait particulier d'excrétion rénale, s'il semble unique dans la série des Vertébrés, est très comparable à ce que nous avons décrit antérieurement au niveau du saccule de la glande verte de l'Ecrevisse.

3° TECHNIQUES HISTOCHIMIQUES

Lipides. — Les techniques de Dietrich à l'hématoxyline de Kultschitzky, et de Ciaccio au Soudan III, ne nous ont pas permis de mettre en évidence, en aucun segment, des lipides figurés autres que les mitochondries qui semblent beaucoup moins riches en lipides que

celles des Mammifères. Comme chez ces derniers, l'hématoxyline de Kultschitzky teinte en brun noir tous les grains figurés visibles en rouge dans les techniques mitochondriales. Mais nous avons déjà expliqué qu'il s'agissait très probablement, en ce cas, de la mise en évidence de noyaux puriques, comme au niveau des nucléoles des noyaux.

Graisses neutres. — L'acide osmique permet de fixer, en les colorant en noir intense, des gouttelettes graisseuses, plus ou moins abondantes selon le tube examiné et n'atteignant jamais une forte taille.

Corps puriques. — Nous avons utilisé la technique de Courmont et André, modifiée par Ciaccio, qui imprègne par le nitrate d'argent ammoniacal les corps puriques. Les coupes traitées par cette méthode font apparaître, au niveau des tubes à bordure en brosse, des granulations noires supranucléaires qui correspondent en tout point aux granulations fuchsinophiles des coupes mitochondriales que nous avons d'autre part imprégnées. Sont également visibles des granulations puriques, dans la lumière des tubes à bordure en brosse, correspondant aux grains noirs visibles dans les lumières de ces mêmes tubes par les techniques golgiennes.

III. — CONCLUSIONS

On sait que le glomérule du rein des Oiseaux est de petite taille et qu'il est constitué d'un massif conjonctif plein, autour duquel s'enroule le capillaire sanguin. Les cellules du premier segment possèdent une bordure très différenciée : ce sont d'assez longs cils insérés sur des corpuscules basaux très nets. Le chondriome de ces cellules, comme d'ailleurs de toutes les cellules rénales chez les Oiseaux, est très fragile et difficile à conserver sous une forme filamenteuse. La tendance à la vésiculation est générale. Dans le premier segment, il s'agit de longs filaments grêles et légèrement sinueux. A l'apex sont des grains fuchsinophiles, également imprégnables par l'argent ; ils constituent le vacuome et forment, avec quelques chondriosomes périvacuolaires, une véritable zone de Golgi. Ces grains et ces vacuoles donnent très nettement les réactions des

corps puriques. Notons que la consistance spéciale de ces produits en permet la conservation dans la lumière du tube quelque temps après leur excrétion.

La pièce intermédiaire se distingue par l'absence de différenciation apicale ; elle débute par un segment à bâtonnets rectiligne. Les bâtonnets, difficiles à conserver, sont courts, épais et peu nombreux : la zone de Golgi est supranucléaire. Dans le segment intermédiaire qui suit, nous assistons à une transformation progressive de la plupart des cellules en cellules muqueuses présentant un cycle fonctionnel visible. D'autres, au contraire, subissent une évolution très différente par le développement de leurs formations mitochondriales, surtout dans la région apicale : elles méritent ainsi d'être rapprochées des cellules spéciales du rein des Mammifères. Elles présentent la même argentophilie marquée et l'on peut y mettre en évidence un système de Golgi en forme de coiffe supranucléaire. Mais le parallélisme avec les Mammifères se limite à ce segment intermédiaire. Dans le tube collecteur qui le suit, à côté de cellules muqueuses formant le revêtement du tube, les cellules spéciales évoluent d'une façon tout à fait particulière : elles sont devenues des cellules granuleuses avec un cycle de fonctionnement qui aboutit à l'élimination périodique d'une sorte de bulle. Cette bulle est constituée par l'apex cellulaire que distendent les produits de la sécrétion du vacuome. L'élimination est suivie de la formation d'un nouvel apex.

La plupart des tubes rénaux peuvent contenir des graisses qui ne sont conservées que par les fixations osmiques. Il s'agit de gouttelettes généralement basales et dont la dimension reste petite.

CHAPITRE IV

LE REIN DES REPTILES

I. — HISTORIQUE

GAMPERT, le premier, en 1886, a consacré un travail spécial au rein des Reptiles ; il en reconnaît les différents segments et en étudie la vascularisation. HEIDENHAIN, en 1874, avait déjà décrit le rein de la Couleuvre à collier. TRIBONDEAU (1901-1905) publie une série de notes sur le rein des Serpents ; il pense que les grains urinaires sont formés aux dépens de nucléoles expulsés. En 1903, il étudie avec BONGRAND l'élimination du carmin d'indigo par le rein des Serpents et localise cette excrétion, ainsi que celle de l'urate d'ammoniaque, au niveau des tubes intermédiaires. Enfin, REGAUD et POLICARD (1904), dans un important travail d'ensemble, sont les premiers à donner une description cytologique du rein des Ophidiens. Ces auteurs y distinguent : le corpuscule de Malpighi comprenant un glomérule et une capsule de Bowmann, un collet cilié, un segment à bordure striée, un segment grêle, un segment présentant un dimorphisme sexuel marqué, et enfin, un segment terminal se raccordant aux tubes collecteurs. Le glomérule est une simple masse conjonctive autour de laquelle le capillaire sanguin enroule ses circonvolutions. L'épithélium capsulaire est plat ; mais celui du collet remonte jusque vers l'équateur de la capsule. Le collet est court, ses cellules sont étroites et ne contiennent ni différenciation protoplasmique ni enclave. Le segment à bordure striée succède brusquement au collet ; les cellules épithéliales, pyramidales, contiennent des vacuoles lipoïdes infranucléaires, des vacuoles renfermant des grains de ségrégation supranucléaires, des vacuoles à contenu incolorable, nombreuses surtout sous la cuticule. Il n'y a pas de bâtonnets, mais des chaînes de grains mitochondriaux. Il existe des cellules à deux noyaux. On observe des variations dans la quantité et la qualité de la chromatine,

mais sans aucun rapport avec l'état des enclaves cytoplasmiques. Contrairement à ce qu'avait décrit TRIBONDEAU, REGAUD et POLICARD pensent que les échanges nucléoplasmiques s'opèrent par osmose et sans effraction de la membrane nucléaire. La cuticule comprend une bordure striée et des cadres intercellulaires très nets. Le rouge neutre colore les vacuoles entourant les grains de ségrégation, qui sont en nombre variable suivant le tube considéré. REGAUD et POLICARD ont fréquemment observé des invasions leucocytaires, les leucocytes s'introduisant dans la partie profonde de l'épithélium des tubes contournés. Le segment grêle comprend une portion initiale ciliée, plus longue chez le mâle que chez la femelle, une portion moyenne sans cils et une portion terminale mucipare. A ce segment fait suite, chez le mâle, un segment assez court, formé de cellules très hautes bourrées de granulations dont l'excrétion se produit en nature :

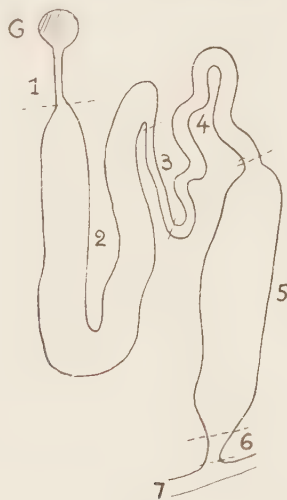


Figure 27. — Schéma du tube urinaire de la Couleuvre mâle (d'après Cordier).

G : glomérule ; 1 : collet cilié ; 2 : tube à bordure en brosse ; 3 : tube grêle ; 4 : partie proximale muqueuse de la pièce intermédiaire ; 5 : segment sexuel mâle ; 6 : partie distale muqueuse de la pièce intermédiaire ; 7 : tube collecteur.

Chez la femelle, le segment sexuel n'existe pas ; il est remplacé sur toute sa longueur par le segment 6 muqueux.

car les cellules sont ouvertes, aucune cuticule ne couvrant leur sommet. Le segment terminal est mucipare et s'abouche dans les canaux collecteurs. Chez les femelles, le segment sexuel est représenté par un segment mucipare qui réunit la fin du segment grêle mucipare aux canaux collecteurs, également mucipares.

Les recherches de ZARNIK, en 1910, sont purement descriptives ; l'auteur ne traite que l'anatomie microscopique et n'aborde pas la cytologie du rein. Les reconstructions plastiques de HÜBLER concordent avec les résultats anatomiques de ZARNIK.

Enfin, CORDIER, en 1929, publie (Fig. 27) une étude histophysiologique complète du rein chez les trois groupes suivants de Reptiles : Lacertiliens, Ophidiens, Chéloniens. La méthode des reconstructions plastiques de Born lui permet de montrer que la surface filtrante glomérulaire, maxima chez les Chéloniens, plus réduite chez les Ophidiens, est minima chez les Lacertiliens ; l'auteur expose que cette variation dans la surface filtrante glomérulaire est parallèle avec la valeur de la sécrétion aqueuse chez ces trois groupes de Reptiles. La description cytologique diffère par quelques points de celle que donnent REGAUD et POLICARD. CORDIER voit, en effet, dans les formations mitochondriales du tube contourné, l'origine des grains de ségrégation. Il a, de plus, tenté de mettre en évidence l'appareil de Golgi qui, dans le tube contourné, est petit et localisé au pôle apical. Dans les cellules du tube distal sont intercalées de grandes cellules à protoplasma vitreux que l'auteur considère comme mortes et momifiées en place. Les grains de sécrétion du segment mâle seraient également d'origine mitochondriale. Enfin, dans le segment muqueux, l'auteur décrit un chondriome filamenteux, développé surtout à la base des cellules. CORDIER n'a pas vu de segment sexuel chez le Lézard. La présence temporaire de ce segment a cependant été signalée par DORNESCO (1925), et confirmée par HERLANT (1931).

II. — RECHERCHES PERSONNELLES

Notre étude a principalement porté sur le rein de la Couleuvre : *Tropidonotus natrix*. Nous avons pu également observer quelques exemplaires de reins de Lézard : *Lacerta viridis*. En terminant la description du rein des Ophidiens, nous indiquerons brièvement les différences générales qu'il présente avec celui des Lacertiliens.

Constitution du tube urinaire. — Les différents segments du tube urinaire ont été l'objet de classifications variées. Nous avons adopté la classification suivante, qui dérive du même plan d'ensemble que celle qui a été suivie pour les autres Vertébrés :

- I. — Corpuscule de Malpighi, comprenant le glomérule et la capsule de Bowmann.
- II. — Collet cilié.
- IV. — Tube à bordure en brosse.
- V. — Tube grêle possédant des cellules ciliées.
- VI. — Pièce intermédiaire, comprenant une partie proximale muqueuse et une partie distale, muqueuse chez la femelle, différenciée en segment sexuel à grains chez le mâle.
- III. — Système collecteur formé par les tubes collecteurs muqueux.

1^o TECHNIQUES CYTOLOGIQUES GÉNÉRALES

Corpuscule de Malpighi. — Le glomérule du rein des Ophidiens est constitué par un noyau conjonctif central massif, et c'est autour de ce noyau que le capillaire sanguin décrit ses circonvolutions. La capsule de Bowmann est constituée de cellules plates ; mais les formations du segment suivant, c'est-à-dire les cellules ciliées du collet, remontent jusqu'à l'équateur de la capsule.

Collet cilié. — C'est chez les Ophidiens que nous avons trouvé le maximum de développement de ce segment. Le collet cilié est formé par un épithélium cubique dont les cellules portent des touffes de longs cils qui battent dans la lumière du tube. Le noyau occupe la majeure partie de la cellule et laisse peu de place pour un chondriome filamenteux principalement ramassé au pôle apical.

Tube à bordure en brosse. — Le tube à bordure en brosse, qui fait suite sans transition au collet cilié, est formé de cellules de grande taille à bordure en brosse (Fig. 28). Le noyau est relativement petit et basal et certaines cellules, assez rares à vrai dire, peuvent posséder deux de ces noyaux, superposés dans le sens de la hauteur et absolument identiques.

Le chondriome est toujours composé de filaments longs et flexueux qui partent de la base de la cellule et dépassent les deux tiers de sa hauteur. La partie apicale de la cellule est occupée par des grains qui se colorent le plus souvent par la fuchsine (Fig. 28, g_1), surtout en ce qui concerne les plus basaux ; les grains apicaux, plus concentrés

et plus petits, sont moins facilement colorables (Fig. 28. g_2). Entre ces grains s'insinue l'extrémité des chondriosomes flexueux. Suivant les individus examinés et les diverses régions du rein d'un même animal, on relève une grande variation dans l'abondance et la grosseur des grains. Il reste généralement un espace entre le noyau et les grains, et cet espace est souvent occupé par une grosse goutte de graisse.



Figure 28. — Couleuvre. Cellules à bordure en brosse. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

g_1 : grains fuchsinophiles ; g_2 : grains apicaux incolores.

D'autres gouttelettes graisseuses sont fréquemment visibles dans la région basale ; il en est de ces graisses comme des grains et l'on enregistre des variations individuelles. Dans un même rein, l'accumulation semble affecter de préférence certaines zones localisées.

Tube grêle. — Le tube grêle est très comparable en structure au collet cilié, mais les cellules en sont moins hautes et plus larges. Le chondriome est formé de filaments ondulés orientés de bas en haut ; assez développé dans les cellules ciliées, il est presque virtuel dans les autres.

Pièce intermédiaire. — 1^o *Partie proximale muqueuse.* — Les cellules sont envahies par des gouttelettes de mucus (Fig. 29. *m.*).

Dans quelques tubes ce mucus se localise au pôle apical des cellules : mais, dans la plupart des cas, les gouttelettes muqueuses ont fusionné en une seule masse alvéolaire qui occupe à peu près toute la place laissée libre par le noyau et qui s'étend de la base à l'apex de la cellule en faisant saillie dans la lumière. Les chondriocontes s'insinuent dans les espaces libres et sont accolés au mucus. Lorsque celui-ci n'est pas très abondant, les chondriocontes affectent la forme de bâtonnets fins, mais raides, allant de la base à l'apex des cellules ; ce qui tend à prouver que ce segment muqueux est l'homologue du segment à bâtonnets dont l'absence, caractéristique du rein des Ophidiens, offre un cas unique chez les Vertébrés. Il y a donc lieu de penser que c'est l'envahissement muqueux, tendance générale dans les reins des Reptiles, qui a provoqué la régression de l'appareil mitochondrial en bâtonnets.

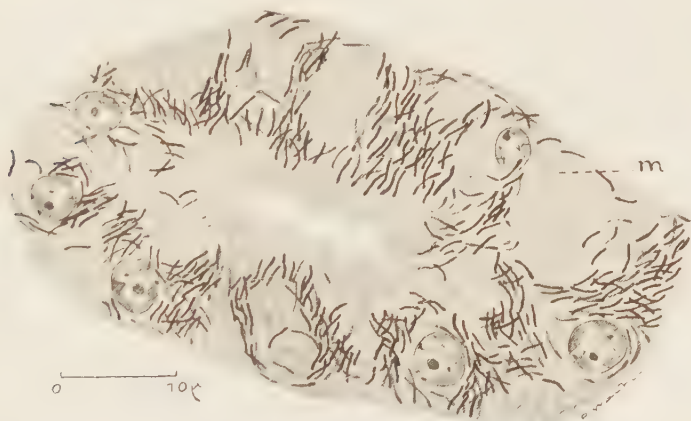


Figure 29. — Segment muqueux. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

Les cellules sont complètement remplies de flaqes de mucus : *m*, entre lesquelles on observe des chondriosomes flexueux.

2^o *Partie distale chez la femelle.* — Ce n'est que la continuation du segment précédent : les cellules, un peu plus grosses, sont toujours entièrement bourrées de mucus (Fig. 29) ; mais il reste assez difficile de distinguer ce segment du précédent. Le mucus des deux segments donne la réaction caractéristique au mucicarmine. La réaction à la thionine, signalée par REGAUD et POLICARD, ne nous a pas du tout donné les résultats que ces auteurs ont décrits ; car la thionine en solution alcoolique colore en rose lie de vin le mucus des deux sec-

tions de la partie intermédiaire chez la femelle, et non pas seulement le mucus de la deuxième section : chose facilement démontrable, puisque cette réaction est également positive chez le mâle, où la partie muqueuse se réduit à peu près au premier segment.

Segment sexuel mâle. — La taille des cellules du segment mâle permet de discerner celui-ci à la loupe sur des coupes même non colorées. Les cellules, prismatiques et très hautes, possèdent un tout petit noyau arrondi et basal. Le protoplasme est entièrement bourré de grains arrondis fuchsino-philes, empilés dans ces cellules de la base à l'apex. Il est très difficile de voir autre chose que ces grains, si ce n'est de très fines et courtes mitochondries. La plupart des tubes examinés montraient le pôle apical des cellules ouvert dans la lumière des tubes, comme l'avaient déjà observé REGAUD et POLICARD, et contrairement à la description de CORDIER. Ce n'est que dans les tubes où les grains ne remplissaient pas le pôle apical des cellules que nous avons vu celui-ci refermé. Il est fort probable qu'après expulsion des grains le pôle apical se referme en attendant qu'une nouvelle accumulation en provoque l'éclatement.

Tube collecteur. — Le tube collecteur est tapissé d'un épithélium cylindrique ; les noyaux sont à la base des cellules, le chondriome est formé de longs filaments allant du noyau à la boule de mucus qui forme l'apex de la cellule. Le revêtement du tube collecteur est donc

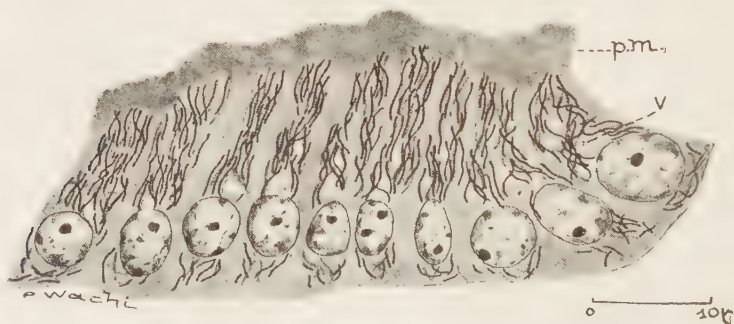


Figure 30. — Couleuvre. Tube collecteur. — Dietrich-Parat-Volkonsky. Cellules à plateau muqueux : p. m. On observe des vacuoles claires : v, en position supranucléaire.

formé d'un épithélium cylindrique à plateau muqueux (Fig. 30, p. m.). En portion supranucléaire et parmi les filaments mitochondriaux on

distingue des zones claires qui représentent sans doute les vacuoles de ces éléments (Fig. 30, *v.*).

2^o COLORATIONS VITALES

Collet cilié et tube grêle cilié. — Le vacuome forme un amas nettement apical, mais peu condensé et composé d'éléments très irréguliers ; les petites et les grosses vacuoles sont mélangées sans ordre. Dans la lumière du segment grêle cilié apparaît une accumulation de grains violets agités de mouvements browniens très intenses.

Tube à bordure en brosse. — Les grains visibles à l'examen vital sont en quantité variable dans les tubes. Au-dessus du noyau et à quelque distance, on voit de grosses vacuoles (Fig. 31, *v.*) colorées *in*

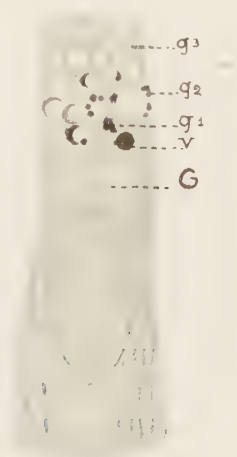


Figure 31. — Couleuvre. Cellule à bordure en brosse. — Coloration vitale au rouge neutre.

On distingue une grosse boule de graisse supranucléaire : *G*. La coloration au rouge neutre intéresse les éléments suivants : *v.* : vacuoles colorées *in toto* ; *g*₁ : grains roses avec précipités marginaux et croissants rouges ; *g*₂ : grains incolores avec précipités marginaux rouges ; *g*₃ : grains totalement incolores. (Ces grains prennent le rouge neutre lorsque la coloration est prolongée.)

toto par le rouge neutre. Plus haut, sont de plus petites vacuoles à croissants et à précipités marginaux rouges (Fig. 31, *g*₁, *g*₂). A l'apex,

on discerne, grâce à leur forte réfringence, quelques grains incolores plus ou moins nombreux suivant les tubes (Fig. 31, g_3). Dans l'espace compris entre les vacuoles et le noyau, on aperçoit facilement des graisses (Fig. 31, $G.$), en boules souvent volumineuses.

Tube muqueux de la pièce intermédiaire. — Il semble que l'on puisse y distinguer deux catégories, suivant que les grains de mucus sont, ou non, colorés en jaune orange. En tout cas, ces grains se répandent par plages dans les cellules ; on discerne de petites vacuoles rouges foncées réparties entre les grains. Quelquefois la lumière présente des grains colorés par le rouge neutre. Il peut même exister une coloration diffuse entre ces grains dans la lumière.

Dans tous les segments, le chondriome se voit sans coloration sous la forme de filaments allongés.

3° IMPRÉGNATIONS MÉTALLIQUES

Collet cilié et tube grêle cilié. — Dans les cellules du collet cilié (Fig. 32), nous distinguons des corps de Golgi en position supranu-

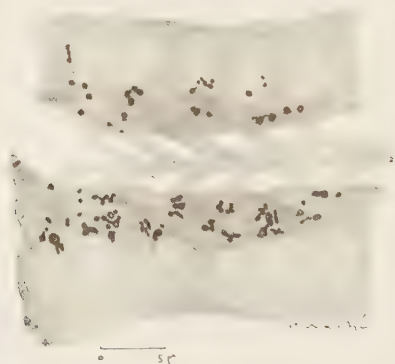


Figure 32. — Couleuvre. Collet cilié. — Imprégnation à l'argent (da Fano).
Vacuoles imprégnées formant un système supranucléaire.

cléaire qui représentent bien le vacuome déjà décelé par les colorations vitales au rouge neutre. Il n'y a que peu ou il n'y a pas de chondriome imprégné. Les vacuoles, qui sont d'ailleurs imprégnées *in toto*, sont de taille très variable. Les éléments du segment grêle sont tout à fait comparables à ceux du collet cilié.

Tube à bordure en brosse. — L'imprégnation est toujours limitée à la zone supranucléaire des cellules. Trois cas peuvent se présenter :

1^{er} Cas. — L'imprégnation décèle des corps de Golgi arrondis imprégnés *in toto* en noir foncé ou bien en gris (Fig. 33. *d.*), correspondant parfaitement aux vacuoles des colorations vitales et aux grains

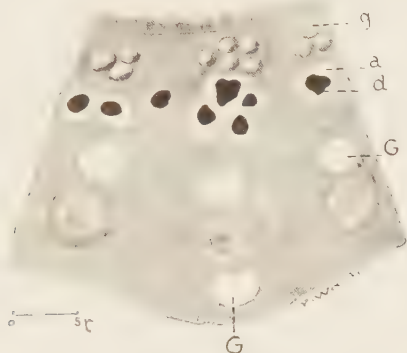


Figure 33. — Couleuvre. Cellules à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent (Cajal-alcool).

d. : dictyosomes de forme irrégulière formés par l'imprégnation du contenu d'une ou de plusieurs vacuoles. *a.* : aréole de rétraction. *g.* : grains apicaux non imprégnés. *G.* : boules de graisse.

des techniques mitochondriales. Dans certains cas, le centre de ces grains est clair et le pourtour foncé ; dans d'autres cellules, les grains imprégnés sont entourés d'une aréole claire de rétraction (Fig. 33, *a.*), et d'ailleurs le cytoplasme de cette zone supranucléaire, souvent plus teintée que le reste, indique l'existence d'une zone spécialisée diffuse.

2^e Cas. — Les dictyosomes (Fig. 34, *d.*) sont de forme irrégulière, souvent fusiforme, à extrémités effilées, et peuvent s'anastomoser les uns aux autres. Il s'agit encore, dans ce cas, de vacuoles imprégnées ; mais, au moment de la fixation, elles ont légèrement diffusé et se sont déformées.

3^e Cas. — Les vacuoles, bien rondes comme dans le premier cas (Fig. 35, *v.*) ou légèrement déformées comme dans le deuxième cas, sont imprégnées ; mais, en plus, on aperçoit entre les vacuoles des filaments sinueux et minces également imprégnés. Ces filaments représentent le chondriome de la zone des grains. Nous avons même obtenu une image typique en traitant par la méthode d'Altmann-

Volkonsky une imprégnation osmique : les chondriocontes (Fig. 35, *ch.*) sont teintés en rouge par la rubine, mais seulement dans les régions basales et moyennes de la cellule. En effet, l'extrémité de ces chondriocontes, qui s'insinuent entre les grains imprégnés, s'imprègne également en noir : et cela, sans solution de continuité entre la partie basale rouge et l'extrémité apicale noire.



Figure 34. — Couleuvre. Cellules à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

Les éléments vacuolaires ont diffusé et se sont anastomosés pour former de gros dictyosomes irréguliers *d*. ; *a*. : aréole de rétraction ; *g*. : grains apicaux non imprégnés. *G*. : boule de graisse.

Nous avons donc dans le tube à bordure en brosse de la Couleuvre un nouvel exemple de zone de Golgi typique constitué par le vacuome et ses dérivés : les grains de sécrétion (Fig. 33, 34, 35, *g.*), par le chondriome de cette zone et par la zone protoplasmique qui les entoure.

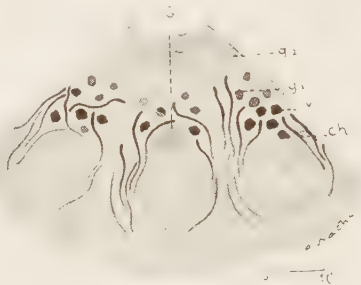


Figure 35. — Couleuvre. Cellules à bordure en brosse. — Imprégnation à l'osmium (Kolatchev). — Coloration d'Altmann.

v. : vacuoles imprégnées *in toto* ; *g*₁ : grains gris avec précipités marginaux noirs ; *g*₂ : grains non imprégnés. Les chondriosomes ; *ch.* sont imprégnés dans leur partie apicale qui s'insinue entre les vacuoles tandis que les extrémités basales, non imprégnées, se colorent par la rubine d'Altmann. *G.* : boule de graisse noircie par l'acide osmique.

Il n'y a d'ailleurs rien de surprenant qu'une telle zone ait pu se constituer dans ces cellules où l'équilibre nécessaire entre l'accumulation

et l'excrétion des produits est prouvé par la permanence de la situation supranucléaire du vacuome.

Pièce intermédiaire. — 1^o *Partie proximale muqueuse.* — L'imprégnation met en évidence de fines granulations, de formes irrégulières, qui se répandent parmi les plages muqueuses (Fig. 36, *m.*), généralement dans la zone supranucléaire, lorsque le mucus y est concentré, mais qui, lorsque le mucus envahit toute la cellule, se répandent également dans tout le cytoplasme (Fig. 36, *v.*). Fréquemment, entre les plages muqueuses, de longs filaments, souvent anastomosés, sont imprégnés ; il s'agit là de chondriosomes (Fig. 36, *ch.*). Nous avons observé que les travées muqueuses qui encombrent les lumières de ces tubes contiennent des granulations imprégnées. Il est probable que, lorsque se fait l'expulsion du mucus, les vacuoles qui y sont noyées se trouvent mécaniquement entraînées dans la lumière.

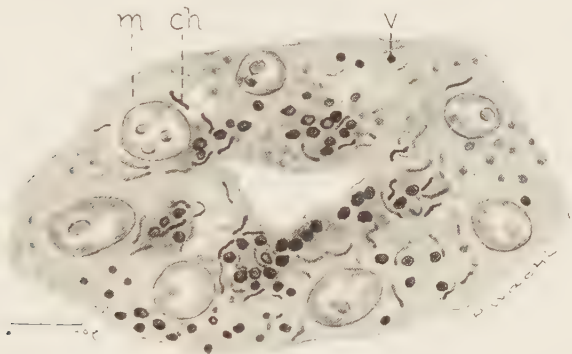


Figure 36. — Couleuvre. Segment muqueux. — Imprégnation à l'argent (Cajal-alcool).

L'imprégnation est surtout apicale ; elle intéresse des chondriosomes : *ch.* ; mais on observe également des vacuoles imprégnées : *v.*, réparties dans toute la cellule entre les plages de mucus : *m.*

2^o *Partie distale : cas de la femelle.* — La deuxième partie de la pièce intermédiaire présente en gros, chez la femelle, le même aspect que la partie proximale, si ce n'est que les granulations imprégnées sont plus grosses et qu'il n'y a jamais de polarité ; le mucus est, en effet, répandu dans toute la cellule (Fig. 36). Le chondriome participe fréquemment à l'imprégnation et donne des images de réseaux.

Segment sexuel mâle. — Il est extrêmement difficile d'obtenir des résultats nets au niveau du segment mâle : l'imprégnation, lorsqu'elle donne des résultats, intéresse plus ou moins la plupart des grains qui remplissent les cellules. Il n'y a que les grains de la région apicale des cellules qui ne sont généralement pas imprégnés (Fig. 37, g_3). Dans la moitié basale, au milieu de grains incolores ou peu teintés, apparaissent d'autres grains, dont quelques-uns sont imprégnés *in toto*, mais dont la plupart, teintés en gris, portent des croissants ou des précipités marginaux noirs représentant ce qui reste de la vacuole qui a donné naissance au grain (Fig. 37, g_1 , g_2).

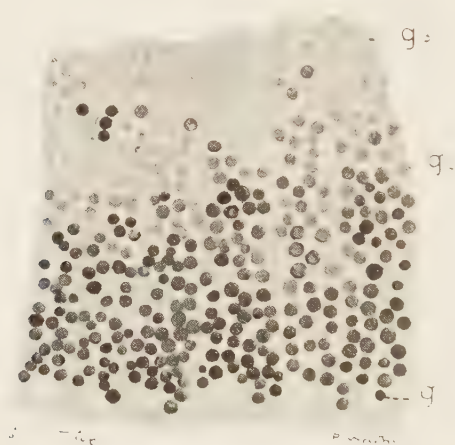


Figure 37. — Couleuvre. Segment sexuel mâle. — Imprégnation à l'osmium (Kolatchev).

Les grains sont plus ou moins imprégnables par l'acide osmique. Les plus basaux : g_1 , les plus imprégnés (souvent *in toto*) représentent les vacuoles. A mesure que l'on s'élève dans les cellules, les grains évoluent et deviennent de moins en moins imprégnables : g_2 ; ils ne s'imprègnent plus du tout dans la région apicale : g_3 .

L'imprégnation n'intéresse jamais le chondriome qui, nous l'avons vu, est au surplus très réduit. Il ne peut être question de zone de Golgi, chaque grain évoluant pour son propre compte. C'est une vacuole qui se charge de produits de sécrétion et qui se concentre lentement en montant vers le pôle apical de la cellule.

Tube collecteur. — La zone de Golgi (Fig. 38, $z. g.$) se localise entre le noyau et la boule de mucus apicale. Elle est constituée de corps de Golgi arrondis ou de forme légèrement irrégulière, de chondrio-

contes allongés et d'une zone protoplasmique diffuse bien caractérisée (Fig. 38. *l.d.*). Au sein de la masse muqueuse apicale, on observe

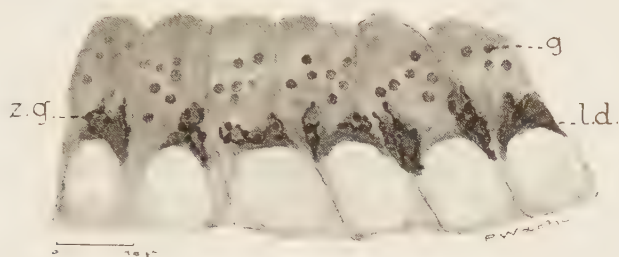


Figure 38. — Tube collecteur. — Imprégnation à l'argent (Cajal-alcool).

La figure montre une zone de Golgi supranucléaire : *z. g.*, comprenant des vacuoles, des chondriosomes et des lipides diffus : *l. d.* Au-dessus des vacuoles, et sous le plateau muqueux apical, des grains évolués : *g.*, prennent encore partiellement l'imprégnation.

des grains partiellement imprégnés (Fig. 38. *g.*) qui représentent probablement les dérivés du vacuome et sont l'origine des formations muqueuses.

4° TECHNIQUES HISTOCHIMIQUES

Graisses. — Les graisses neutres osmifiabiles sont uniquement localisées dans le tube à bordure, mais non pas dans tous les tubes. Les tubes à graisse sont toujours localisés dans une zone du rein et, dans cette zone, l'envahissement graisseux, parfois assez intense, se présente sous la forme d'une grosse goutte supranucléaire et de plusieurs gouttes à la base des cellules sous le noyau.

Lipides. — La technique de Dietrich à l'hématoxyline de Kultschitzky, et celle de Ciaccio au Soudan III ne nous ont pas permis de mettre en évidence de lipides figurés en dehors des formations mitochondriales. D'ailleurs, les mitochondries ne sont pas toutes égales pour la richesse en lipides et les chondriocontes du tube à bordure en brosse sont, à cet égard, d'une richesse supérieure aux autres. L'hématoxyline de Kultschitzky teinte en brun foncé les grains du tube à bordure en brosse et tous les grains du tube sexuel mâle ; mais de cette réaction nous ne pouvons tirer aucune conclusion précise.

Corps puriques. — La réaction de Courmont et André, modifiée par Ciaccio, ainsi que la réaction de Saint-Hilaire, sont positives au niveau des grains du tube à bordure. Il s'agit donc là de grains riches en acide urique ; mais ces réactions sont négatives au niveau du tube sexuel et nous continuons à ignorer la nature chimique des grains qu'il contient.

III. — CONCLUSIONS

Le tube urinaire des Ophidiens constitue un type un peu aberrant dans la série des Vertébrés par l'abondance des formations muqueuses et des formations ciliées, ainsi que par la présence chez le mâle d'un segment spécial, qui n'a rien à voir avec l'appareil urinaire proprement dit et qu'il faut considérer comme une glande annexe de l'appareil génital. C'est également un cas typique de l'absence d'un segment à bâtonnets. Nous verrons, au surplus, que ce n'est pas le cas général des Reptiles.

Nous avons adopté pour l'étude du rein de la Couleuvre un mode de classification des segments établi sur le même plan que celui des autres Vertébrés : les très légères différences que l'on trouve chez la femelle entre les deux parties du segment muqueux ne sont pas telles qu'elles justifient la séparation de ce segment en deux segments distincts. Il n'y a pas en réalité de segment sexuel chez la femelle : chez le mâle, il s'est, au contraire, développé un segment sexuel spécial aux dépens de la deuxième partie du segment muqueux, à la fin duquel subsiste parfois un petit tube muqueux qui représente l'extrémité distale du segment muqueux incomplètement transformé en segment sexuel. Il semble bien que l'on puisse considérer l'ensemble des tubes muqueux comme représentant la pièce intermédiaire.

CORDIER a montré que, parmi les Reptiles, le glomérule du rein des Ophidiens constituait un type moyen : en réalité, sa capacité filtrante est très réduite par son noyau central conjonctif. Le collet cilié est assez long, le chondriome filamenteux est ramassé au pôle apical des cellules, le segment grêle est absolument comparable au collet cilié pour ce qui est des cellules ciliées, les autres sont presque dépourvus de différenciation cytoplasmique quelconque. Les imprégnations à l'argent et les colorations vitales au rouge neutre nous ont donné un vacuome supranucléaire. Le chondriome ne participe pas, en général, à l'imprégnation.

Le deuxième segment du tube rénal se caractérise par une brosse apicale très développée : le chondriome est formé de longs filaments sinueux. Toute une série de grains s'étage à l'apex des cellules. Les plus basaux sont au-dessus du noyau et prennent la fuschine, ils sont colorables *in toto* par le rouge neutre et imprégnables par l'argent : il s'agit là des vacuoles. Les grains plus difficilement colorables qui les surmontent représentent des produits évolués de ces vacuoles. Toutes ces vacuoles et ces grains donnent intensément les réactions des corps puriques et la réaction de Saint-Hilaire pour l'acide urique. Il est difficile de parler, dans ces cellules, de zone de Golgi, car ce n'est que rarement que les chondriosomes périvacuolaires participent à l'imprégnation. Notons que, dans une proportion appréciable des cellules qui constituent le tube à bordure en brosse, on trouve de grosses inclusions de graisse, les unes sous le noyau, d'autres juste au-dessus du noyau et à la base de la zone des vacuoles. Ces graisses ne sont fixées dans les cellules que par l'acide osmique.

La pièce intermédiaire est constituée par des cellules à chondriome filamenteux et le protoplasma est envahi par le mucus. Lorsqu'il y a peu de mucus, comme cela peut être le cas dans la partie proximale du segment, le chondriome affecte une forme de filament rectiligne, qui rappelle de loin l'aspect bâtonnets que l'on pouvait s'attendre à trouver dans ce segment ; le vacuome est alors supranucléaire. Lorsqu'il y a beaucoup de mucus, le vacuome est répandu par plages dans le cytoplasme, ce qui est toujours le cas dans le segment distal chez la femelle.

Le segment sexuel mâle est constitué de cellules de grande taille, entièrement bourrées de grains fuchsinophiles et dont la membrane apicale est susceptible de manquer : le chondriome, très réduit, n'est représenté que par de courts filaments. Les grains les plus basaux s'imprègnent, les uns totalement, les autres avec des croissants noirs sur fond gris. Il n'y a pas de zone de Golgi. Chaque grain est une vacuole qui évolue pour son propre compte à mesure qu'elle s'élève dans la cellule.

Le segment terminal est tapissé par un épithélium cylindrique dont les cellules se terminent par une boule muqueuse apicale et possèdent un chondriome filamenteux allant du noyau basal à la boule muqueuse apicale ; c'est dans cette région supranucléaire que se trouve localisée la zone de Golgi. Elle comprend les vacuoles, des chondriosomes et des lipides diffus imprégnés.

CORDIER avait décrit, comme formations permanentes, des cellules du tube intermédiaire qui lui paraissaient vides, vitrifiées, et comme momifiées sur place. Nous n'avons retrouvé ces formations que dans quelques cas : la plupart des animaux étudiés n'en possèdent pas. Notons enfin que, contrairement à ce que nous avons constaté chez les Mammifères et chez les Oiseaux, il n'est pas possible de retrouver dans le rein de la Couleuvre d'éléments qui puissent s'interpréter comme des formations analogues aux cellules spéciales des animaux à sang chaud.

Cas du Lézard. — Le rein du Lézard semble, à première vue, assez différent du rein de la Couleuvre, car les tubes y sont beaucoup plus serrés les uns contre les autres et les cellules beaucoup plus petites. Mais l'examen cytologique ne révèle pas de différences considérables. Il faut noter cependant l'existence, chez cet animal, d'un véritable segment à bâtonnets situé entre le tube grêle et le tube muqueux ;

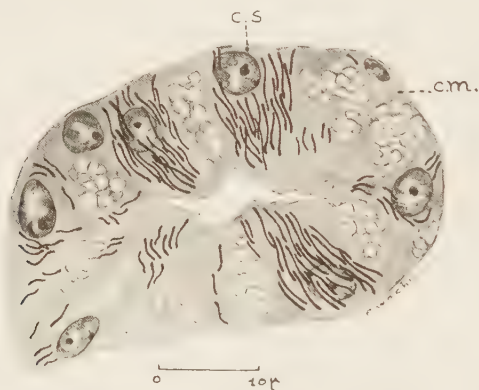


Figure 39. — Lézard. Segment muqueux. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

Contrairement à ce que l'on observe chez la Couleuvre (voir Figure 29), on distingue, outre des cellules à mucus : *c. m.*, des cellules spéciales : *c. s.*, sans mucus, mais à chondriome développé en longs filaments.

de fait, ce segment correspond en longueur à la plus grande partie du tube grêle de la Couleuvre et à la partie proximale du segment muqueux. Il reste un segment muqueux très important, surtout terminal (Fig. 39), aussi bien chez le mâle que chez la femelle ; ce segment se différencie de celui de la Couleuvre, car il est constitué de deux sortes de cellules : des cellules muqueuses hautes et prismatiques (Fig. 39, *c. m.*) et, intercalées entre celles-ci, des cellules non muqueuses,

Ces dernières possèdent un noyau assez basal et un chondriome formé de longs filaments allant du noyau vers l'apex (Fig. 39. c. s.). La même structure se retrouve au niveau du segment collecteur ; mais l'apex des cellules non muqueuses est plus développé et forme parfois un dôme dans la lumière. A l'intérieur de ce dôme apical sont des grains prenant la fuchsine sous la forme de croissants ou de grains marginaux. Il semble que l'évolution de ces cellules soit assez comparable avec celles du tube terminal chez les Oiseaux et que, comme chez ces derniers, le dôme apical puisse se détacher périodiquement avec les formations granulaires qu'il contient.

Le segment sexuel mâle, lorsqu'il est bien développé, s'intercale dans le segment muqueux et présente, comme chez la couleuvre, de hautes cellules contenant des grains qui se forment à leur base et qui n'acquièrent leur pleine différenciation que vers le sommet. Ce n'est que là, en effet, qu'ils sont susceptibles de prendre la fuchsine.

En fait, si le rein du Lézard est très semblable à celui de la Couleuvre en ce qui concerne le tube à bordure en brosse et le segment sexuel, il s'en écarte un peu pour ce qui est des autres segments et tend à se rattacher nettement au type que nous avons rencontré chez les Oiseaux : type caractérisé par l'existence d'un segment à bâtonnets et de cellules spéciales, à chondriome très développé au niveau du segment intermédiaire. Ces cellules deviennent, peu à peu, de véritables cellules granuleuses dans le tube collecteur.

CHAPITRE V

LE REIN DES BATRACIENS

I. — HISTORIQUE

Le rein des Batraciens, comme celui des Mammifères, a été étudié par de très nombreux auteurs ; il a constitué un matériel de choix pour les diverses recherches histophysiologiques publiées au cours de ces dernières années. Les expérimentateurs ont été amenés ainsi à examiner le tube rénal du point de vue anatomique ; aussi la littérature est-elle considérable. Nous ne citerons, parmi les travaux les plus importants, que ceux de HEIDENHAIN (1874), NUSSBAUM (1876), POLICARD (1910), TURCHINI (1922).

On trouvera dans l'ouvrage de von MÖLLENDORFF l'historique complet de la question ; nous nous permettons d'y renvoyer le lecteur. Nous avons nous-même, en 1928, publié une étude des constituants de la cellule rénale chez l'Axolotl, le Triton marbré, le têtard d'Alyte, et nous avons recherché le mode d'apparition de ces constituants dans les cellules du rein embryonnaire chez l'Axolotl. On trouvera également, dans ce travail, l'exposé des travaux parus antérieurement sur l'appareil de Golgi chez les Batraciens. Depuis lors, la plupart des auteurs, utilisant les résultats anatomiques acquis, ont orienté leurs recherches du côté histophysiologique ; nous en parlerons plus loin à propos de nos propres résultats expérimentaux.

Il est à remarquer qu'aucun des auteurs mentionnés ci-dessus n'a attaché la moindre importance au segment qui suit le segment à bâtonnets, c'est-à-dire au tube collecteur ; nous-même l'avons laissé de côté dans nos recherches antérieures. Cependant, WIGERT et EKBERG avaient décrit, en 1903, chez *Rana esculenta*, deux espèces de cellules dans le tube collecteur. Les unes, qu'ils appellent *cellules principales*, présentent une surface élargie du côté de la lumière,

alors que vers la base elles sont plus étroites ; les autres, qu'ils appellent *cellules bordantes*, présentent une forme inverse et semblent extérieures aux cellules principales. Mais, ce qui est le plus remarquable, c'est un canalicule qui, partant de la lumière, s'enfonce dans le protoplasme des cellules bordantes, où il se ramifie, et donne ainsi des conduits à extrémité borgne. L'aspect si particulier de ces cellules a conduit les auteurs suédois à les comparer aux cellules bordantes des glandes fondiques de l'estomac. De quelques expériences, à vrai dire assez grossières, ces auteurs déduisent que ces cellules jouent un rôle important dans l'excrétion de l'urée. Il est curieux de constater que ces remarquables observations n'ont pas trouvé d'écho et qu'aucun des nombreux travaux parus depuis 1903 ne fait mention, ni de ces auteurs, ni d'observations analogues. Seul OKKELS, en 1928, traitant les reins de divers Vertébrés par la technique golgienne de da Fano, constate que, dans le tube collecteur du rein des Batraciens, une certaine catégorie de cellules se teinte fortement en noir diffus par l'argent, comme il arrive chez les Oiseaux et les Mammifères, et il assimile, non sans raison, ces cellules aux cellules bordantes de WIGERT et EKBERG. Notons que CORDIER (1929) décrit, dans le segment préterminal du tube urinaire du *Protopter* (Dipneuste), un revêtement formé de cellules toutes comparables aux cellules bordantes de WIGERT et EKBERG et possédant un canalicule interne.

II. -- RECHERCHES PERSONNELLES

Nous nous bornerons à un court résumé des résultats précédemment obtenus chez l'embryon, le têtard et l'adulte ; nous nous étendrons au contraire plus longuement sur les résultats nouveaux obtenus au niveau du dernier segment du tube urinaire et sur ceux, également nouveaux, qui concernent l'évolution du rein pendant la fin de la vie larvaire chez l'Alyte.

Constitution du tube urinaire. -- Au cours de la description, nous adopterons la classification suivante des différents segments du tube urinaire (Fig. 40) :

- I. — Corpuscule de Malpighi, comprenant le glomérule et la capsule de Bowmann.
- II. — Collet cilié.

III. — Tube à bordure en brosse.

IV. — Tube grêle.

V. — Pièce intermédiaire, constituée par un segment à bâtonnets.

VI. — Tube collecteur.

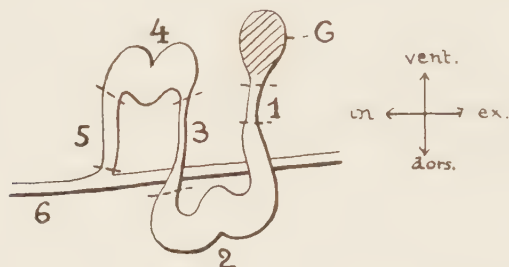


Figure 40. — Schéma du tube urinaire de la grenouille (d'après Policard).

G. : glomérule ; 1 : collet cilié ; 2 : tube à bordure en brosse ; 3 : tube grêle ; 4 : segment à bâtonnets ; 5 et 6 : tubes collecteurs.

A. LE REIN DE L'ADULTE

Nos études antérieures avaient porté exclusivement sur le rein des Urodèles : Axolotl et Triton marbré. Nous en avons récemment repris l'étude chez les Anoures. La grande ressemblance entre les reins de ces deux groupes de Batraciens nous permet une seule description d'ensemble.

Corpuscule de Malpighi. — Le très gros glomérule du rein des Batraciens est entouré d'une capsule de Bowmann dont les cellules sont extrêmement plates. Il n'a été possible d'y mettre en évidence ni chondriome, ni vacuole.

Collet cilié. — Le collet cilié est d'importance variable suivant les espèces étudiées ; particulièrement développé chez les Urodèles, il est réduit ou même absent chez les Anoures. Nous l'avons étudié chez l'Axolotl. Le chondriome est surtout apical et formé de filaments sinueux, mais, en général, très courts. Le vacuome coiffe le pôle apical du noyau et les chondriosomes se mêlent intimement au groupe vacuolaire. Nous n'avons pas vu de formations de grains dérivés du vacuome dans les cellules du collet.

Chez les Urodèles, on peut observer des néphrostomes ; la structure cytologique des cellules qui les tapissent est tout à fait comparable à celle des cellules du collet cilié.

Tube à bordure en brosse. — Le noyau est basal ; le chondriome, très abondant, est surtout formé de chondriosomes flexueux montant sur les flancs du noyau vers la région apicale. Cet ensemble n'occupe au total que les $\frac{3}{5}$ de la hauteur des cellules à partir de la base. Chez des animaux sacrifiés en période d'activité estivale ou maintenus artificiellement en état de vie active, comme l'étaient les Axolotls que nous avons étudiés, les techniques mitochondriales ne permettent pas la mise en évidence d'enclaves autres que les chondriosomes. En revanche, nous avons pu observer chez des animaux sacrifiés pendant le sommeil hivernal (Salamandre et *Rana*), ou peu de temps après le réveil printanier (*Rana*), que l'apex des cellules du premier segment est rempli de granulations prenant soit la fuchsine, soit le bleu de Volkonsky, soit même les deux à la fois, et qui offrent alors une teinte violacée, suivant le taux de concentration relative des deux colorants. Il est probable que ces granulations, accumulées dans les cellules pendant le ralentissement fonctionnel de l'hibernation et qui envahissent alors plus ou moins complètement le cytoplasme, se trouvent peu à peu éliminées au moment de la reprise de l'activité, de sorte qu'elles disparaissent à peu près totalement en été.

La coloration vitale au rouge neutre met en évidence, pendant les périodes d'activité, des vacuoles, petites et uniformément colorées, qui dessinent chez l'Axolotl une guirlande festonnée autour de l'équateur du noyau. Elles sont situées, en général, un peu plus haut chez les Anoures. Au surplus, la position des vacuoles est essentiellement variable, leur place étant uniquement déterminée par les emplacements libres du cytoplasme. Au-dessus de ces petites vacuoles, on voit des grains plus gros, fortement réfringents, qui présentent des précipités marginaux rouges ou des croissants rouges. Plus haut enfin, sont des grains qui, après une coloration de courte durée, restent incolores, mais qui peuvent prendre le rouge neutre lorsque l'on prolonge suffisamment le temps de coloration. Il s'agit là, manifestement, de dérivés du vacuome et il existe toutes les transitions entre les gros grains apicaux et les petites vacuoles équatoriales. Notons que ces formations sont parfaitement visibles chez des animaux en période de vie active ; mais on ne peut très probablement

les conserver dans les pièces fixées que lorsqu'elles ont atteint un certain degré de concentration, ce qui ne se trouve réalisé que pendant et tout de suite après la période de vie ralentie.

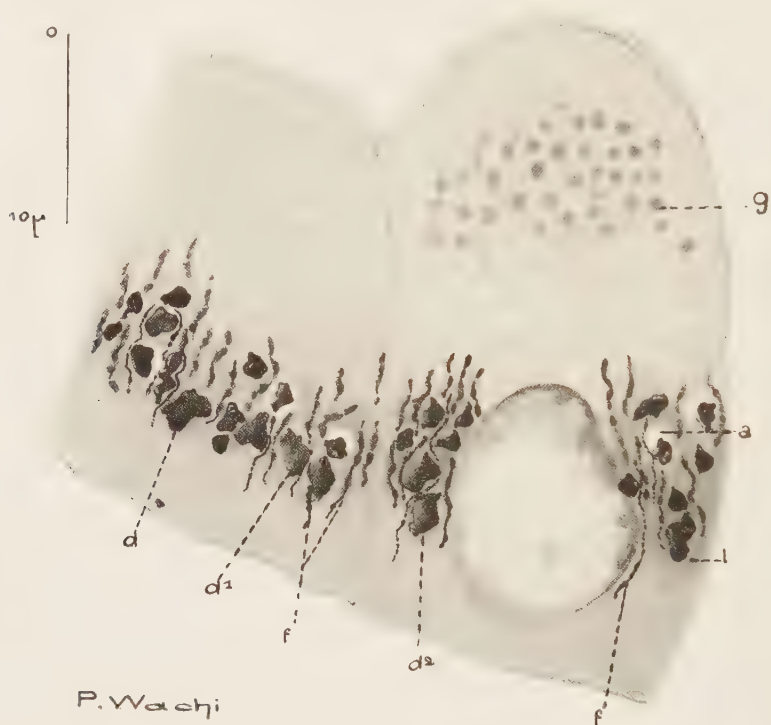


Figure 41. — Axolotl. Cellules à bordure en brosse. Imprégnation à l'osmium. (Figure extraite des *Archives d'Anatomie microscopique*, t. XXIV, page 383.)

d, d¹, d² : gros dictyosomes généralement isolés ; *a* : aréole claire de rétraction entourant certains dictyosomes ; *f* : filaments noduleux imprégnés (chondriocentes) ; *l* : lipides diffus de la zone vacuolaire ; *g* : grains d'élaboration.

Nous avons montré, d'autre part, que l'imprégnation métallique à l'argent (Fig. 41) ou à l'osmium mettait en évidence une zone de Golgi que constituent les vacuoles colorables au rouge neutre (Fig. 41. *d, d¹, d²*) associées fréquemment avec des chondriocentes serpentant entre elles (Fig. 41. *f*) et des lipides diffus particulièrement concentrés à leur surface (Fig. 41. *l*) ; ces diverses formations peuvent être imprégnées soit ensemble, soit séparément, et concourent à la formation d'une zone de Golgi typique. Tel est le cas des animaux en pé-

riode de vie active, chez lesquels la place de la zone des vacuoles ne change guère, et où il s'est ainsi constitué un état d'équilibre entre l'intussusception d'une part et l'excrétion de l'autre. Chez les animaux à l'état de vie ralentie, où de nombreuses enclaves sont venues bourrer le cytoplasme, tandis que la vitesse d'excrétion se ralentissait sensiblement, l'imprégnation ne montrera plus, en général, que les vacuoles et les grains les moins évolués (Fig. 41 g.). Le fait de la mobilité des vacuoles ne permet plus, en effet, la constitution d'une zone de Golgi typique, laquelle implique une certaine stabilité de la part des divers constituants.

Tube grêle. — La structure cytologique du tube grêle ne diffère de celle du collet cilié que par l'absence de cils.

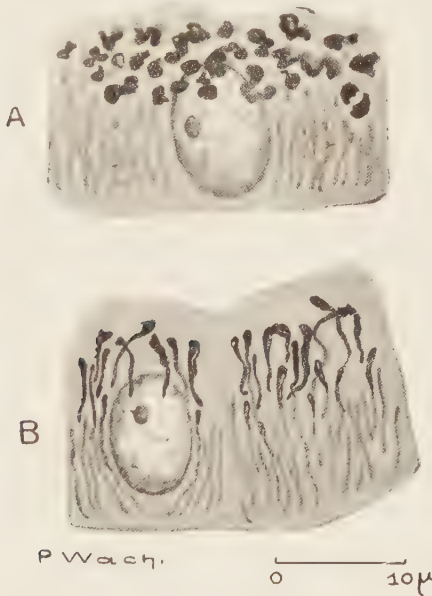


Figure 42. — Axolotl. Cellules à bâtonnets. — Imprégnation à l'argent. (Figure extraite des *Archives d'Anatomie microscopique*, t. XXIV, page 381.)

- A. — L'imprégnation intéresse des dictyosomes (vacuole) plus ou moins anastomosés ; les chondriosomes n'ont subi qu'une faible imprégnation.
 B. — L'imprégnation correspond à la partie supérieure des bâtonnets.

Segment à bâtonnets. — Les cellules sont moins hautes que dans le premier segment et ne possèdent pas de différenciation cuticulaire.

Le noyau est, au contraire, volumineux et occupe en hauteur les $\frac{3}{4}$ environ de la cellule. Le chondriome est formé de longs chondriomeres : les bâtonnets de Heidenhain. Ces bâtonnets montent jusqu'au pôle apical du noyau. Dans la région apicale, la rigidité du chondriome disparaît pour faire place à des chondriosomes plus courts et plus flexueux. C'est parmi ces chondriosomes flexueux, au pôle apical du noyau, que nous trouvons de petites vacuoles uniformément colorées par le rouge neutre. Ces vacuoles sont imprégnables par l'argent et par l'osmium sous la forme de dictyosomes (Fig. 42, A). On peut également obtenir l'imprégnation exclusive de filaments apicaux correspondant à la partie supérieure des bâtonnets (Fig. 42, B) : on peut obtenir enfin la formation d'un réseau constitué par des dictyosomes plus ou moins anastomosés et par des chondriosomes imprégnés. Il s'agit là, nettement, d'une zone de Golgi, avec ses vacuoles et son chondriome périvacuolaire.

Tube collecteur. — Le tube collecteur succède au segment à bâtonnets et conduit le néphron dans la région dorsale du rein, où des canaux vont confluer avec l'uretère.

1° — *Techniques cytologiques générales.* — Comme l'avaient vu, dès 1903, WIGERT et EKBERG, et comme l'a décrit OKKELS en 1928, le tube collecteur est tapissé de deux sortes de cellules. Dans la première catégorie, nous rangerons les cellules formant le revêtement proprement dit du tube, c'est-à-dire les cellules principales de WIGERT et EKBERG (Fig. 43, c. p.). Ce sont des cellules à noyau ovale (Fig. 43, n.), allongé dans le sens de la hauteur de la cellule. L'appareil mitochondrial est formé de filaments, longs et assez grêles, qui montent le long des flancs du noyau ; dans la région apicale, on voit également quelques chondriosomes flexueux, mais beaucoup plus courts, sans orientation définie et constituant un lacs supranucléaire assez peu fourni. En fait, ces cellules ressemblent beaucoup à celles du tube grêle ; si elles étaient seules, elles nous autoriseraient à attribuer à ce tube, comme au tube grêle, un rôle purement vecteur. Mais il existe une seconde catégorie de cellules, toujours représentée dans les reins des Batraciens Urodèles et Anoures, mais en quantité plus ou moins grande suivant la saison où les animaux ont été sacrifiés. De plus, ce n'est qu'assez rarement que l'on trouve ces cellules intercalées entre les cellules principales et bordant véritablement la lumière du tube ; le plus souvent, elles sont

un peu en retrait par rapport aux cellules principales et méritent bien le nom de cellules bordantes que leur ont donné WIGERT et EKBERG (Fig. 43, *c.b.*₁, *c.b.*₂, *c.b.*₃). Suivant qu'elles sont plus ou moins éloignées de la lumière, c'est-à-dire plus ou moins externes par rapport aux parois du tube formé par les cellules principales, leurs caractères



Figure 43. — Grenouille, vers la fin de l'hibernation. Tube collecteur. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

La figure montre un tube collecteur au moment de l'envahissement par les cellules bordantes.

On distingue tout de suite ces dernières grâce à leur noyau : *N.*, plus foncé que celui : *n.*, des cellules principales ; *c. p.*

*c. b.*₁ — Cellules bordantes encore très peu différenciées ; pas de vésicule centrale. Début du développement du chondriome.

*c. b.*₂ — Cellules bordantes en voie de développement ; formation d'une vésicule centrale aux dépens du vacuome primitif. Allongement des chondriosomes.

*c. b.*₃ — Cellules bordantes complètement développées ; la vésicule centrale communique avec la lumière du tube et constitue le canalicule interne : *c. i.*

cytologiques différent. Ces caractères montrent, en fait, qu'il s'agit d'une évolution partant des cellules externes au tube proprement dit et relativement peu différenciées (Fig. 43, *c.b.*₃), pour aboutir à des cellules enclavées dans le tube, enfoncées comme un coin entre deux cellules principales et parvenues, à ce stade, à un haut degré de diffé-

renciation (Fig. 43, *c.b₃*). Il n'est pas toujours possible, au demeurant, d'observer tous les stades chez tous les animaux. Les reins des animaux sacrifiés pendant la période d'activité montrent que la plupart des cellules bordantes en sont au dernier stade de leur évolution ; c'est surtout au moment du réveil printanier que les jeunes stades sont les plus visibles. A ce moment, on est frappé par l'aspect du tube collecteur qui apparaît comme formé de plusieurs couches de cellules.

Les différents stades que nous avons observés peuvent se classer de la manière suivante :

Les éléments que nous considérons comme les moins évolués sont en même temps les plus extérieurs (Fig. 43, *c.b₁* ; Fig. 44, A) ; ils possèdent un gros noyau ovale (Fig. 43, *N.*) très chromatique qui remplit presque tout le corps cellulaire. Le chondriome est rassemblé en un amas très dense de courts filaments disposés en un petit cône appliqué lui-même à un pôle du noyau. Dans quelques cellules, on aperçoit, au sein du cône mitochondrial, une aire circulaire vide de mitochondries qui apparaît ainsi comme une vacuole (Fig. 44, B). Toute l'évolution de ces cellules va consister dans le développement du chondriome et de cette vésicule centrale claire. Dans des cellules plus évoluées, les mitochondries se sont développées ; ce sont maintenant de beaux chondriocotes allongés (Fig. 43, *c.b₂* ; Fig. 44, C). Le noyau est repoussé vers la base ou parfois latéralement. L'ensemble de la masse mitochondriale conserve souvent un aspect général conique ; c'est que la vésicule claire centrale s'est elle-même développée, à la fois dans le sens de l'allongement des chondriocotes, c'est-à-dire en direction de l'apex, et aussi perpendiculairement à cette direction : elle donne ainsi sur les coupes bien sagittales de ces cellules des images en forme de T renversé. Nous retrouvons là le boyau ramifié décrit par WIGERT et EKBERG dans leurs cellules bordantes. A mesure que cette évolution se poursuit, les cellules bordantes se sont peu à peu resserrées contre les cellules principales ; l'apex conique des cellules bordantes est constitué par l'ensemble des mitochondries et de la vésicule centrale claire qui forme un boyau orienté perpendiculairement à l'axe du tube urinaire. Les cellules bordantes tendent alors à s'insérer entre les cellules principales, de manière que leur extrémité apicale conique, où se trouve l'extrémité du boyau central, arrive au niveau de la lumière du tube (Fig. 43, *c.b₃*). On voit que, à l'encontre de WIGERT et EKBERG qui interprétaient la zone claire

comme un canalicule intracellulaire formé à partir de la lumière du tube et s'enfonçant ensuite dans le cytoplasme des cellules bordantes, nos observations nous amènent à une compréhension absolument inverse du phénomène. Au moment où les cellules bordantes arrivent

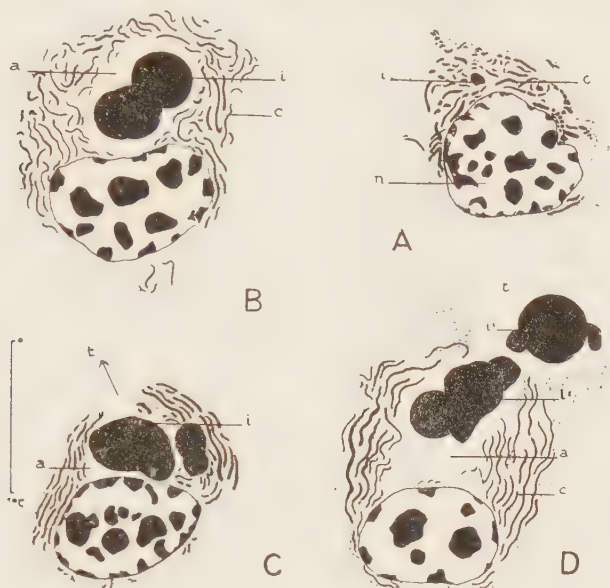


Figure 44. — Grenouille. Évolution des cellules bordantes dans le cas d'excrétion d'hémoglobine. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

- A. — Début de l'évolution. Le noyau : *n.*, volumineux, est très chromatique. Le chondriome : *c.*, forme un amas conique épinucléaire. Au sein du chondriome, le vacuome primitif est visible grâce à son contenu riche en hémoglobine : *i.*
- B. — Cellule encore peu évoluée. Les mitochondries : *c.*, se sont développées et sont des chondriocentes. Au sein du chondriome apparaît maintenant la vésicule centrale : *a.*, formée par le développement du vacuome primitif. Elle contient de grosses inclusions hémoglobinières : *i.*
- C. — Cellule plus évoluée. La vésicule centrale : *a.*, n'est plus entourée par le chondriome que sur ses faces latérales. Sa face supérieure est dans la direction du tube rénal : *t.* Les chondriocentes : *c.*, sont allongés et parallèles. Les inclusions : *i.*, sont très volumineuses et ont plus ou moins fusionné.
- D. — Dernier stade de l'évolution. Les chondriocentes : *c.*, sont des filaments très allongés. La vésicule centrale : *a.*, communique avec la lumière du tube rénal : *t.* Les inclusions sont projetées dans la lumière. *i*¹ : inclusions déjà excrétées, libres dans la lumière du tube ; *i*² : inclusions en voie d'excrétion.

au contact de la lumière du tube, il devient impossible d'observer une limite entre cette lumière et la vésicule centrale ; ce qui nous fait croire qu'il s'agit bien là, à ce stade, d'un véritable canalicule intracellulaire (Fig. 43, *c. i.* ; Fig. 44, D), comme l'ont décrit les auteurs

suédois. Ces cellules, ainsi que l'avait fort bien remarqué OKKELS, sont très chromophiles : ce qui est dû à la présence de ces beaux chondriocotes, très riches en lipides, qui sont particulièrement fuchsiophiles, plus même peut-être que ceux du premier segment.

Chez les animaux en état d'activité, comme les Axolotls que nous avons étudiés, les cellules bordantes sont, pour la plupart, assez développées et se sont insérées entre les cellules principales en les repoussant latéralement. Leur apex, comme l'a déjà remarqué OKKELS, peut même former un dôme qui fait saillie dans la lumière du tube. L'apparition des stades jeunes en grande quantité semble donc coïncider avec l'état de crise marquant le réveil printanier. Les stades jeunes sont également très nombreux chez les têtards vers la fin de la métamorphose, au moment de la constitution du rein adulte. Cette invasion brutale du tube par les cellules bordantes s'accompagne en général, au niveau des cellules principales, d'une perte de la chromatécité des noyaux (Fig. 43, *n.*), ce qui est probablement dû à la compression subie par ces cellules de la part des cellules envahissantes. Le phénomène est d'ailleurs certainement passager ; car, chez les animaux en état d'activité estivale, lorsque les cellules bordantes ont pris leur place définitive, le noyau des cellules principales a retrouvé sa chromatécité normale et ne peut plus se distinguer de celui des cellules bordantes. Il faut donc admettre que, lors de l'apparition des stades jeunes, ces cellules proviennent de l'extérieur du tube urinaire. Il n'est pas rare, au surplus, de rencontrer dans les reins des grenouilles sacrifiées à la fin de l'hibernation, de grandes quantités de cellules peu évoluées qui ressemblent beaucoup à des monocytes du sang ou à des cellules migratrices du conjonctif, libres dans les espaces intertubulaires.

Dans la grande majorité des cas que nous avons examinés, les cellules bordantes demeurent toujours vides de toute enclave figurée autre que les chondriosomes ; la vésicule claire apparaît toujours vide (Fig. 43). Nous avons néanmoins pu décrire récemment (1931) un cas observé chez quelques grenouilles sacrifiées au mois de mars vers la fin de la période hivernale, où les cellules du tube collecteur avaient un rôle actif dans l'excrétion d'hémoglobine (Fig. 44 et 45). C'est en effet par erreur que nous avons, à l'époque, situé au niveau du tube grêle l'envahissement d'éléments libres venus de l'extérieur. Dès les plus jeunes stades (Fig. 44, A), on pouvait distinguer dans la petite vésicule claire, au centre du petit cône mito-

chondrial de la plupart des cellules bordantes, un ou plusieurs grains fortement fuchsinophiles. A mesure que la vésicule claire se développe, les inclusions fuchsinophiles deviennent de plus en plus

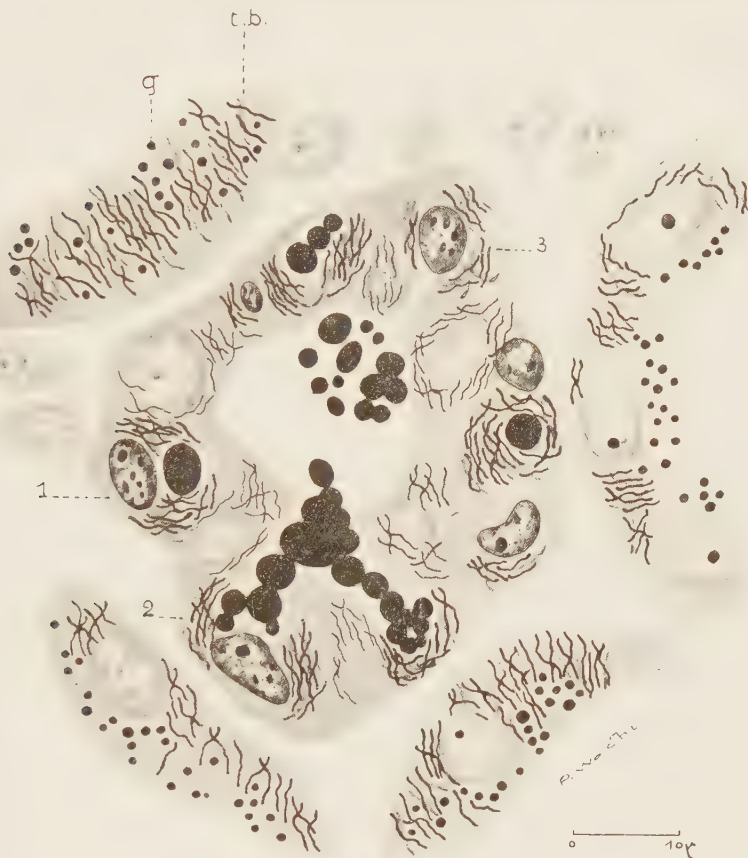


Figure 45. — Grenouille, vers la fin de l'hibernation. Tubes à bordure en brosse et tube collecteur. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

La figure montre un tube collecteur dont les cellules bordantes contiennent de l'hémoglobine.

1. Cellule bordante contenant de l'hémoglobine à l'intérieur de la vésicule centrale.

2. Excrétion de l'hémoglobine qui sort du canalicule interne.

3. L'hémoglobine vient d'être excrétée ; elle est visible dans la lumière du tube ; le canalicule interne est vide.

t. b. : tubes à bordure en brosse contenant de nombreuses granulations : g.

volumineuses et fusionnent fréquemment (Fig. 44, B). Au moment où les cellules ont atteint leur plein développement, la vésicule cen-

trale contient un gros grain rouge sphérique qui résulte de la fusion des diverses inclusions et peut atteindre la taille du noyau (Fig. 44, C ; Fig. 45, 1). Enfin, au moment où le boyau formé par la vésicule centrale arrive au contact de la lumière et devient ainsi un véritable canalicule qui communique avec elle, les inclusions rouges sont expulsées dans la lumière du tube rénal en une sorte de jet semi-liquide (Fig. 44, D ; Fig. 45, 2). Cette dernière observation tend à confirmer l'interprétation qui fait de la vésicule centrale un canalicule, au moins pour les stades évolués. La nature des inclusions a été recherchée par diverses techniques : toutes ont donné des résultats semblables au niveau des inclusions et au niveau des globules rouges du sang. Enfin, la technique de Lison à la benzidine, caractéristique de l'hémoglobine, a été franchement positive aussi bien pour les inclusions intracellulaires que pour les magmas excrétés dans la lumière des tubes rénaux. Du fait qu'existent des inclusions hémoglobinifères dès les plus jeunes stades, nous sommes arrivé à penser que, pendant leur existence antérieure libre, les cellules bordantes ont fonctionné comme des monocytes du sang ou comme des macrophages du conjonctif, dont elles ont absolument l'aspect morphologique : elles auraient phagocyté des globules rouges, ou simplement emmagasiné leur hémoglobine. L'évolution qui suit et qui a pour effet d'augmenter considérablement, avant leur excrétion, le volume des inclusions, ne résulte pas de nouvelles phagocytoses. Il n'y a nul phénomène de ce genre visible pendant l'évolution tubulaire des cellules bordantes. Il s'agit plutôt d'une transformation chimique opérée à l'intérieur de la vésicule à mesure que celle-ci se développe : elle aboutit à un gonflement et à une liquéfaction, probablement par hydratation du matériel préalablement phagocyté.

2° — *Techniques d'imprégnations métalliques.* — Nous n'insisterons pas sur les images obtenues au niveau des cellules principales ; celles-ci sont, en effet, tout à fait comparables aux images fournies par le collet et le tube grêle. Il s'agit d'un vacuome apical assez peu dense qui s'imprègne, soit électivement, soit accompagné de quelques chondriosomes de la zone des vacuoles. L'aspect obtenu au niveau des cellules bordantes retiendra, au contraire, notre attention.

D'une manière générale et en conformité avec ce qu'a décrit OKKELS, le cytoplasme des cellules bordantes est manifestement plus argen-tophile que celui de toutes les autres cellules rénales ; il tend à s'im-

prégner totalement par la méthode de da Fano. Nous avons aussi pu obtenir un certain noircissement avec la méthode de Cajal : il semble que le protoplasme soit lui-même fortement osmiophile, tout au moins lorsqu'on traite les pièces par la méthode de Mann-Kopsch. Dans la grande majorité des cas, le phénomène n'est toutefois pas assez violent pour masquer la structure interne du cytoplasme ;

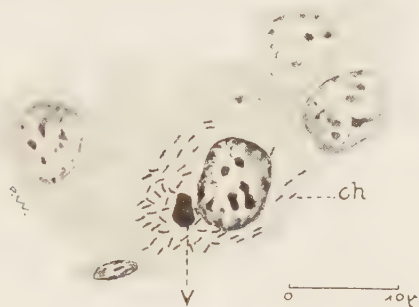


Figure 46. — Grenouille. Coupe tangentielle d'un tube collecteur. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

La figure montre une cellule bordante peu différenciée, à noyau très chromatique. Le chondriosome ; *ch.* est imprégné. Le vacuome : *v.* forme une masse noire juxtanucléaire.



Figure 47. — Grenouille. Coupe tangentielle d'un tube collecteur. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

Formation de la vésicule centrale dans une cellule bordante. Le vacuome primitif forme une vacuole unique : *v1*. Celle-ci ne s'imprègne plus *in toto* ; le contenu vacuolaire est généralement rétracté en une masse noire : *d.*, entourée d'une aréole claire plus ou moins importante. *v2* : nouvelles vacuoles apparaissant au voisinage du noyau.

il n'est même pas absolument général, car, dans de rares cas, nous n'avons obtenu aucun noircissement d'ensemble appréciable. Dans les stades les moins évolués (Fig. 46), le cône chondriosomique juxta-

nucléaire se teinte en gris d'une manière diffuse et, au sein de ce cône, à l'endroit où nous avons vu l'aréole centrale claire dans les préparations mitochondriales, on distingue une granulation imprégnée en noir qu'entoure généralement une aréole claire. Il est manifeste que c'est là le début de la formation de la vésicule centrale, qui n'est donc autre chose qu'une vacuole dont le contenu, imprégnable par l'argent, se contracte au moment de la fixation (Fig. 46, *v.*). Dans les stades un peu plus évolués, lorsque la vésicule commence à s'allonger, il devient difficile d'en imprégner le contenu ; dans quelques cas cependant, on y voit une masse noire allongée, de forme irrégulière, qui représente encore l'imprégnation massive du contenu rétracté (Fig. 47, *d.*). La plupart du temps, on n'obtient qu'une multitude de fines granulations noires qui viennent précipiter sur les parois de la vésicule centrale, qu'elles soulignent d'un trait interrompu (Fig. 48, *a.*). Dans un cas d'imprégnation spécialement riche, la coupe ayant

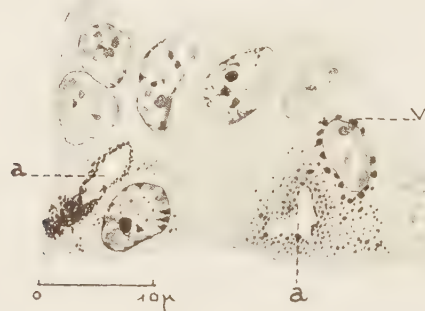


Figure 48. — Grenouille. Coupe tangentielle d'un tube collecteur. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

Stade légèrement ultérieur à celui de la figure 47. L'imprégnation ne met plus en évidence de masse noire dans la vésicule centrale : *a.*, mais le contour de cette vésicule est fréquemment souligné par une précipitation abondante de fines granulations (cellule de gauche) ; lorsque la vésicule n'est pas coupée, elle paraît ainsi imprégnée *in toto*. *v.* : vacuome secondaire juxtanucléaire.

passé juste au-dessus de la vésicule sans l'entamer, l'image obtenue est celle d'une imprégnation totale de la vésicule (Fig. 49, *v. i.*). On voit cependant qu'il ne s'agit pas d'imprégnation massive, mais d'une abondante précipitation de surface. A mesure que se poursuit l'évolution, il devient de plus en plus difficile de mettre en évidence quoique ce soit à l'intérieur de la vésicule centrale. Mais, dès que la vésicule centrale commence à se dilater et cesse ainsi d'être une vacuole

proprement dite, apparaissent dans le cytoplasme, particulièrement au voisinage du noyau, de tout petits dictyosomes qui représentent certainement des vacuoles néoformées (Fig. 47, v_2 ; Fig. 48, v_1). Leur taille se développe rapidement et elles ont tendance à essaimer dans le cytoplasme. Enfin, lorsque les cellules bordantes arrivent au contact de la lumière et que la vésicule centrale, qui est maintenant toujours

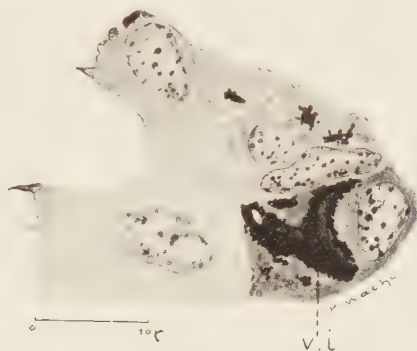


Figure 49. — Grenouille. Coupe tangentielle d'un tube collecteur. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

La cellule bordante se reconnaît à son protoplasme foncé. La vésicule centrale : *v. i.*, est vue tangentiellement et paraît ainsi imprégnée *in toto* du fait des granulations qui ont précipité sur ses parois.

intégralement claire (Fig. 50, *v. i.*), se trouve en communication avec la lumière, l'imprégnation est uniquement représentée par les vacuoles néoformées sous la forme de dictyosomes irréguliers (Fig. 50, *v.*), parfois anastomosés, occupant la zone apicale cellulaire. On les trouve surtout au pôle apical du noyau et tout le long des parois du canalicule intracellulaire formé à partir de la vésicule centrale.

La confrontation des diverses techniques utilisées nous permet maintenant de donner une interprétation vraisemblable de l'origine de la vésicule centrale, caractéristique de ces éléments ; il s'agirait simplement du vacuome primitif des éléments jeunes, dont la position juxtanucléaire au sein d'un amas mitochondrial est absolument la même que pour les éléments mobiles du sang ou du conjonctif. Ce vacuome forme sans doute très rapidement une seule vacuole centrale, qui s'accroît elle-même probablement par accumulation d'eau, et qui perd peu à peu, de ce fait, ses caractères d'imprégnabilité. Elle s'accroît ensuite en occupant la place que lui laisse le dévelop-

pement considérable des chondriosomes, c'est-à-dire parallèlement à l'allongement de ces derniers et perpendiculairement à eux, mais en dessous : car son développement vers la base est arrêté par la présence ordinaire du noyau. Lorsque le noyau est rejeté sur le côté,

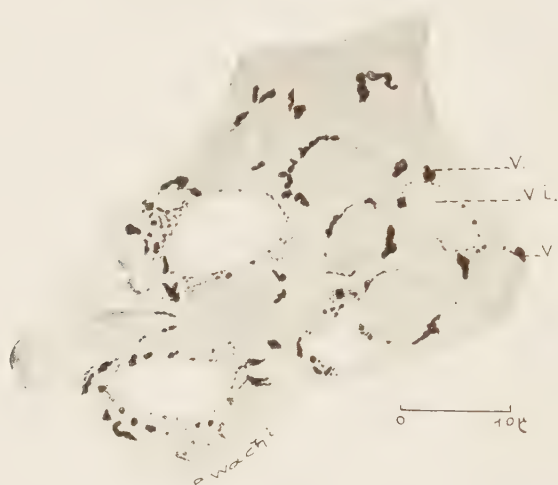


Figure 50. — Grenouille. Coupe tangentielle d'un tube collecteur. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

La figure représente un groupe de cellules bordantes complètement développées. La vésicule centrale : *v. l.*, reste maintenant parfaitement claire ; on trouve encore des vacuoles néoformées : *v.*, en position juxtanucléaire ; mais la plupart de ces éléments ont essaimé dans le cytoplasme et se retrouvent avec une densité maxima au voisinage de la vésicule centrale. Dans certaines cellules, des éléments mitochondriaux apparaissent en gris.

la vésicule ne se ramifie généralement pas et se maintient sous la forme d'un boyau rectiligne, partant de la lumière et allant presque jusqu'à la base de la cellule, mais toujours terminée en extrémité borgne. Dès que commence cette évolution, la vésicule centrale perd ses propriétés et ce sont de nouveaux éléments qui vont la remplacer : à savoir les vacuoles néoformées qui constituent le vacuome définitif.

B. — LE REIN DE L'EMBRYON

L'étude du pronéphros a été faite sur des embryons d'Axolotl. Nous avons utilisé la nomenclature des stades de développement donnée par van BAMBEKE (1880). La méthode des colorations vitales s'est

montrée particulièrement féconde pour l'étude de ces éléments très jeunes. Nous avons constaté que jusqu'au stade XV, les cellules pronéphritiques sont bourrées de plaques vitellines bicolorables par le rouge neutre. A la fin du stade XV, les plaquettes commencent à prendre une teinte rose diffuse marquant un début d'hydrolyse : puis, la coloration augmente en même temps qu'apparaissent, au contact des plaquettes, des croissants ou même des vésicules circulaires prenant bien le rouge neutre. En même temps apparaissent des fissures qui provoquent la désagrégation rapide des grosses plaquettes vitellines. Au début du stade XVI, une grande quantité de ces plaquettes vitellines ont été résorbées. Celles qui restent s'accumulent à un pôle du noyau ; mais, pendant ce temps, apparaissent au sein du cytoplasme des petites vacuoles disséminées entre les plaquettes restantes et qui représentent la séparation de la phase aqueuse du cytoplasme. On peut admettre que, dès qu'il s'est formé autour des plaquettes vitellines des croissants rouges, on s'est trouvé en présence du vacuome primordial des cellules rénales. Mais ce vacuome n'est pas définitif : son contenu diffuse dans le cytoplasme, d'où il se sépare plus tard sous forme de petites vacuoles qui, elles, représentent le vrai vacuome.

Les imprégnations à l'argent pratiquées au début du stade XVI nous ont donné en noir des figures absolument superposables à celles obtenues vitalement par le rouge neutre. Les plaquettes vitellines restantes (Fig. 51, A, *vi.*), sont souvent bordées de liserés noirs ; parmi ces plaquettes, au pôle apical des cellules, on discerne de petits dictyosomes bien noirs groupés en amas ou en chaînettes (Fig. 51, A, *v.*). A un stade plus avancé, un peu avant l'éclosion, on ne distingue plus de plaquettes vitellines ; les dictyosomes se sont réunis en groupes compacts, coiffant encore le pôle apical des noyaux, mais tendant à redescendre sur ses flancs (Fig. 51, B, *v.*). Notons que, jusqu'à ce stade, l'imprégnation reste toujours purement vacuolaire : ce n'est qu'à un stade légèrement ultérieur, au moment de l'éclosion, que les dictyosomes résultant de l'imprégnation des vacuoles se sont stabilisés en position paraéquatoriale, tandis qu'apparaissent au contact de ce vacuome, et par une transformation d'une partie des vacuoles, des grains qui s'étagent bientôt au-dessus de la zone des vacuoles. A partir de ce moment, il se constitue une véritable zone de Golgi, comme celle que nous avons décrite chez l'adulte. Participent, en effet, souvent à l'imprégnation des chondriocontes péri-

vacuolaires, tandis que le fond protoplasmique de la zone des vacuoles accuse, par son argentophilie, sa richesse en lipides diffus.



Figure 51. — Embryon d'Axolotl, stade XVI. Cellules pronéphritiques à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent. (Figure extraite des *Archives d'Anatomie microscopique*, t. XXIV, page 387).

- A. — Vers le milieu du stade XVI de van Bambeke ; *n.* : noyau ; *p.* : pigment ; *vi.* : vitellus ; *v.* : vacuoles imprégnées.
 B. — À la fin du stade XVI, un peu avant l'éclosion ; *v.* : vacuoles imprégnées. Le pigment n'a pas été figuré.

Dans les cellules des tubes à bâtonnets, dès que les plaquettes vitellines sont résorbées, apparaît la constitution typique de l'adulte, avec un système vacuolaire apical.

Parallèlement à l'étude de l'apparition du vacuome, nous avons observé le développement du chondriome. C'est seulement à partir du stade XV que les mitochondries sont nettement visibles : ce sont

de petits grains accumulés au pôle apical des cellules, faiblement fuchsinophiles d'ailleurs, et pauvres en lipides. A partir du stade XVI, les mitochondries vont se développer en chondriosomes allongés ou en bâtonnets de Heidenhain. En même temps qu'au développement des mitochondries on assiste à la régression progressive des grains de pigment, dont la disparition totale semble coïncider avec celle des dernières plaquettes vitellines.

Dès la fin du stade XVI, au moment de l'éclosion, nous avons observé des amas cellulaires, ébauches du mésonéphros : mais la digestion y est très en retard sur ce qui se passe au niveau du pronéphros. L'évolution en est d'ailleurs probablement calquée sur celle du pronéphros.

C. LE REIN DU TÊTARD

Nous avons utilisé des têtards d'*Alytes obstetricans* ayant passé l'hiver sans effectuer leur métamorphose. Les animaux ont été fixés au printemps suivant, à partir du moment où commencent à apparaître les premières ébauches des pattes postérieures. Nous ne nous arrêtons pas au pronéphros, dont les cellules présentent une constitution très voisine de celle que nous avons décrite à la fin du stade XVI chez l'Axolotl. Nous avons étudié la structure du mésonéphros pendant le développement des pattes postérieures, puis pendant la métamorphose et jusqu'à la régression totale de la queue.

Pour la clarté de l'exposé, nous avons adopté la classification des stades de prémétamorphose proposée par P. WINTREBERT (1905). On sait que cet auteur divise en neuf stades la période qui va de l'apparition des ébauches des pattes postérieures jusqu'à l'apparition des pattes antérieures. Notre étude portant également sur la période de régression de la queue, nous proposons d'ajouter aux neuf stades précités les quatre stades suivants :

Stade X. — Pattes antérieures sorties, queue entière.

Stade XI. — Queue réduite de moitié.

Stade XII. — Queue réduite des trois quarts.

Stade XIII. — La queue n'est plus visible quand on regarde l'animal par la face ventrale : il ne reste plus qu'une petite saillie visible uniquement sur la face dorsale.

Notre installation ne nous permettait malheureusement pas d'éle-

ver les jeunes crapauds et nous avons dû interrompre notre étude au stade XIII. Cette sériation, fondée sur le développement des membres et la régression de la queue, n'a, au demeurant, qu'une valeur toute relative dès que l'on étudie les organes internes. Par exemple, les têtards parvenus au même stade caudal ne présentent pas tous exactement la même image rénale : il peut y avoir une avance ou un retard par rapport au développement externe. Cependant cette méthode, appliquée avec prudence, est la seule qui permette de situer les phénomènes dans le temps.

Pendant les premiers stades de l'apparition des pattes postérieures, les caractères cytologiques des cellules rénales ressemblent beaucoup à ceux des cellules du rein adulte tel que nous l'avons décrit. La seule différence appréciable réside dans la moindre quantité de produits d'élaboration ; il n'y a généralement pas, comme chez l'*Axolotl* adulte par exemple, de grains entassés dans la région apicale des cellules des tubes à bordure en brosse. Le vacuome est, en conséquence, légèrement plus apical. Le système rénal va, néanmoins, subir de profondes modifications avant d'arriver à l'état adulte.

Dès le stade V, à l'apparition des premiers mouvements des membres postérieurs, le rein est profondément modifié. Les phénomènes de la métamorphose rénale devancent donc de beaucoup le stade X de sortie des membres antérieurs. Le rein est le siège d'une lymphocytose abondante : l'envahissement leucocytaire semble partir du bord externe et se propager vers le bord interne par la poussée de travées étroites et allongées qui s'insinuent entre les tubes rénaux. Dans la bande conjonctive externe apparaissent de nombreux éléments bourrés de grains fuchsinophiles qui donnent franchement les réactions des protéines ; chez d'autres éléments, les grains sont plutôt puriques.

Voyons comment se présentent les différents segments de tube urinaire :

Glomérule. — Les glomérules semblent avoir perdu toute connexion avec le tube urinaire et subissent une dégénérescence pour laquelle on peut admettre la succession des phénomènes suivants : 1^o distension de la capsule (Fig. 52, C.) par suite de l'obturation du pôle urinaire et de la filtration sanguine ininterrompue ; 2^o obturation des vaisseaux glomérulaires due peut-être à la pression consécutive à la distension capsulaire ; le glomérule n'est bientôt plus qu'un massif

conjonctif et leucocytaire plein (Fig. 52. *G.*) : 3^e réduction progressive de ce glomérule à une petite boule qui marque l'emplacement du pôle vasculaire : 4^e la capsule distendue s'est entourée d'une gangue lymphocytaire (Fig. 52. *L.*, *L.p.*) qui la détruit rapidement. Il arrive d'ailleurs souvent qu'elle éclate auparavant : elle ne tarde pas alors à se friper, avant même la phagocytose.



Figure 52. — Têtard d'Alyte, stade V. Corpuscule de Malpighi. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

La capsule : *C.*, est très dilatée, tandis que le glomérule : *G.*, est réduit à une masse en voie de différenciation. *L.* : gangue péricapsulaire formée de lymphocytes, dont quelques-uns : *L. p.*, contiennent des granulations protéiques.

Tube à bordure en brosse. — Les tubes à bordure en brosse ont leur lumière très rétrécie ; elle est même souvent virtuelle. La bordure

en brosse tend à disparaître. Les tubes se présentent principalement sous deux aspects : certains ont leurs cellules absolument remplies de gros grains fuchsinophiles qui donnent franchement les réactions

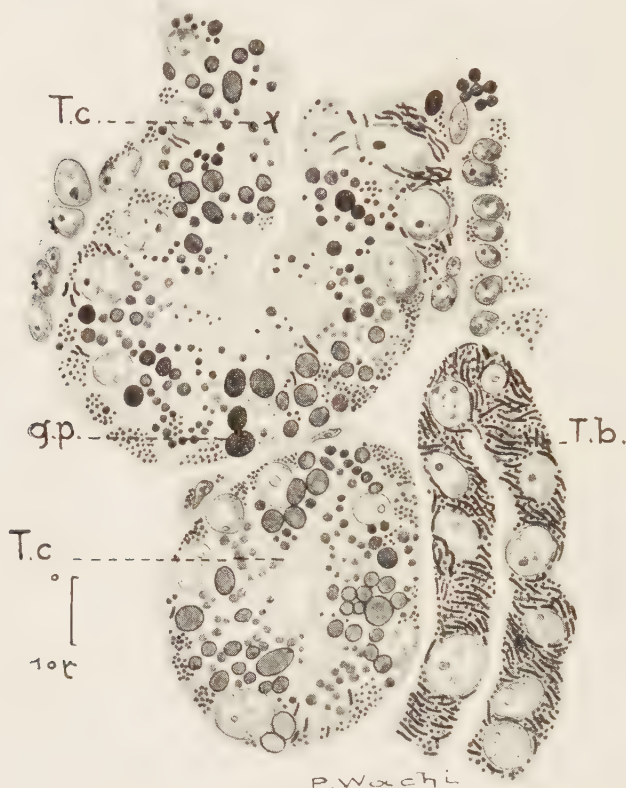


Figure 53. — Têtard d'Alyte, stade V. Coupe de tubes urinaires. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

La figure montre deux tubes à bordure en brosse : *T. c.* dont les cellules sont chargées de grosses granulations protéiques : *g. p.* ; *T. b.* : tube à bâtonnets.

des protéines et, plus faiblement, les réactions des corps puriques (Fig. 53. *g. p.*). Ces grains sont entassés sans ordre dans la cellule, de la base à l'apex. Le chondriome est très réduit et ne persiste qu'à la base des cellules sous l'aspect de très fins et courts filaments ou de grains ; vers l'apex persistent souvent quelques grains lipoides provenant de la dégénérescence du chondriome. Dans certains tubes, les enclaves basales sont plus petites et occupent moins de place dans

la cellule : en général, leur réaction purique est alors plus franche. Dans ces tubes à grains, nous n'avons pu obtenir aucune imprégnation : il semble peu probable, en effet, qu'un vacuome actif ait pu persister dans des cellules ainsi transformées en sacs à protéines.

À côté de ces tubes à grains protéiques, les autres représentent des états d'une dégénérescence plus avancée : le chondriome se réduit peu

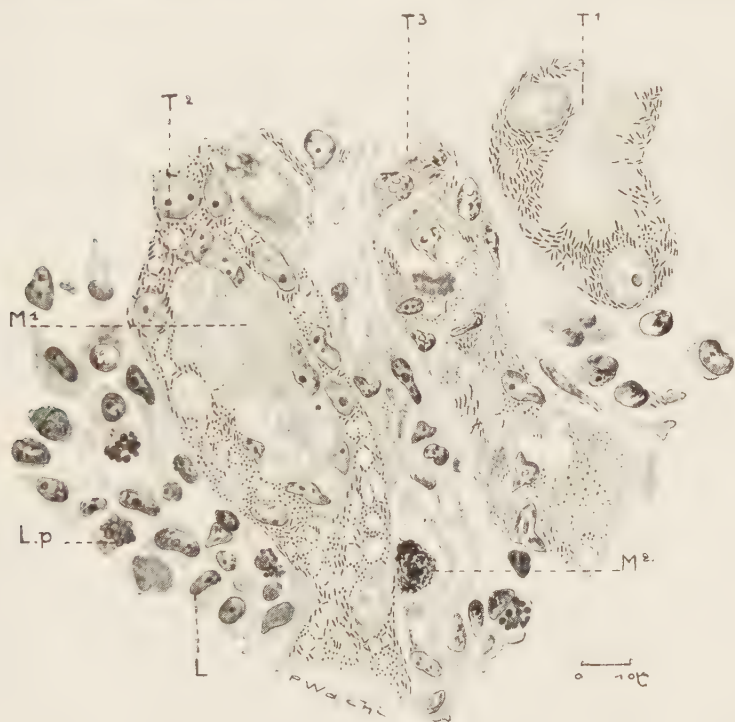


Figure 54. — Têtard d'Alyte, stade X. Tubes à bordure en brosse en voie de dégénérescence. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

T¹. — Début de la dégénérescence ; disparition de la bordure en brosse ; amenuisement du chondriome.

T². — Dégénérescence plus accusée. Le protoplasme devient alvéolaire tandis que la lumière se charge de masses basophiles : M¹, provenant en partie de la dégénérescence des noyaux. Le tube est entouré d'une gangue de lymphocytes : L, dont quelques-uns : L.p., contiennent des granulations protéiques.

T³. — Dislocation finale du tube par l'envahissement des lymphocytes, que l'on observe chargés de débris cytoplasmiques : M².

à peu, les chondriocotes s'amincissent, se fragmentent et perdent progressivement leur réaction lipoïde (Fig. 54, T¹, et T²) ; le cytoplasme apparaît creusé d'enclaves de toutes formes. Pendant ce

temps, le noyau gonfle et perd peu à peu toute colorabilité. La réaction nucléale nous fait assister à l'appauvrissement progressif du noyau en acide thymo-nucléique : les nucléoles disparaissent tandis que les noyaux tendent à s'homogénéiser. Bientôt, ces noyaux ne sont plus représentés que par de grosses vésicules remplies de boules légèrement basophiles qui tombent dans les lumières des tubes (Fig. 54, *M*¹) ; les leucocytes pénètrent dans le corps cytoplasmique et disloquent ce qui reste du cytoplasme (Fig. 54, *T*³). On rencontre beaucoup de phagocytes chargés de débris cytoplasmiques et mitochondriaux (Fig. 54, *M*¹).

Dans les tubes les moins abimés, l'imprégnation argentique, qui n'intéresse jamais le chondriome, peut mettre en évidence des va-

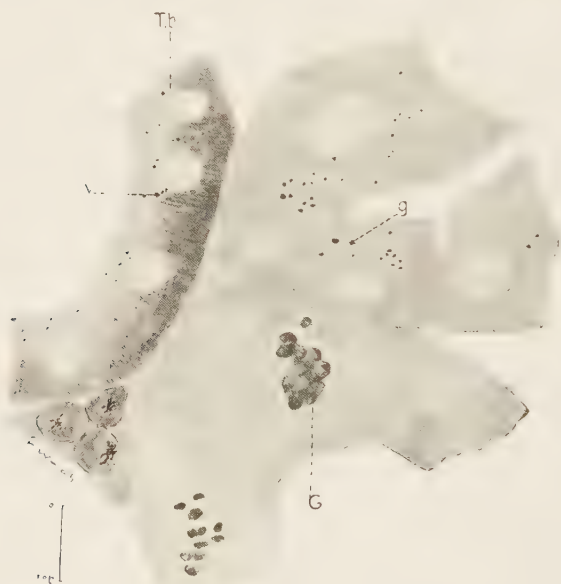


Figure 55. — Têtard d'Alyte, stade V. Coupe de tubes urinaires. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

Dans un tube à bordure en brosse encore peu atteint par les phénomènes de dégénérescence, l'imprégnation met en évidence des granulations fines : *g.*, correspondant à ce qui reste du vacuome et de localisation normale. Dans un tube en voie de dégénérescence plus avancée, l'imprégnation met en évidence des masses muriformes : *G.*, sans signification précise. *T. b.*, tube à bâtonnets avec de très fines vacuoles épinucléaires : *v.*

cuoles apicales ou équatoriales (Fig. 55, *g.*) ; dans les autres, on obtient l'imprégnation de très grosses enclaves muriformes (Fig. 55, *G.*)

qui représentent ce qui subsiste du matériel cytoplasmique dégénéré. Ces formations, aussi bien les vacuoles que les grosses boules de dégénérescence, donnent les réactions des corps puriques, de même que de nombreuses enclaves cytoplasmiques des phagocytes.

Segment à bâtonnets et tube collecteur. Les segments à bâtonnets et les tubes collecteurs sont bien moins atteints que les autres : leur imprégnation met en évidence un vacuome très fin, mais de localisation normale (Fig. 55. v.). Seuls, quelques-uns sont atteints dans la région externe du rein, particulièrement riche en lymphocytes. Ils sont le siège d'un envahissement leucocytaire brutal : les éléments sanguins, en grand nombre, s'insinuent entre les cellules rénales et disloquent le tube. Le chondriome de ces cellules demeure, jusqu'au bout, à peu près normal ; les bâtonnets de Heidenhain, riches en lipides, et probablement de nature plus solide, persistent bien plus longtemps que les autres et sont souvent phagocytés, tels quels, avec les îlots protoplasmiques qui les contiennent.

*
* *

Le processus de dégénérescence, déjà très avancé au stade V, en ce qui concerne les glomérules et les tubes à bordure en brosse, va se poursuivre au niveau de tout le tube rénal jusqu'au stade X ; il ne semble d'ailleurs pas qu'à aucun moment le tube collecteur, uretère primaire, soit atteint. Dès le stade IX, toutefois, les glomérules larvaires ont complètement dégénéré et ont été totalement phagocytés ; il ne reste plus que de très rares tubes à grains protéiques. La plupart des grains ont disparu, laissant la place à des granulations puriques, et les tubes subissent la dégénérescence décrite plus haut. On peut dire qu'à la fin du stade X, c'est-à-dire juste au moment où, les pattes antérieures étant sorties, la queue va commencer à régresser, il ne subsiste plus rien de l'appareil rénal du têtard. Les seuls vestiges qu'on en pourra trouver encore, jusqu'au stade XIII, sont des fragments de tubes, de débris informes, noyés dans la bande conjonctive externe (Fig. 54). A partir de ce moment, au surplus, la lymphocytose est beaucoup moins intense et l'activité leucocytaire se réduit à cette bande externe.

Parallèlement à cette dégénérescence, on assiste, dès le stade V, à une néoformation de glomérules et de tubes rénaux aux dépens d'un véritable blastème de régénération, fonctionnant sur le bord interne du rein et dans la direction du bord externe (Fig. 56). Les tubes formés



Figure 56. — Têtard d'Alyte, stade X. Blastème de régénération. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

La figure montre le blastème de régénération fonctionnant sur le côté interne du rein. On reconnaît des glomérules en voie de différenciation : *G.*, ainsi que des tubes : *t.*, dont les cellules montrent de fréquentes mitoses : *m.*

présentent tous les caractères des tubes jeunes chez l'embryon : cellules étroites à noyaux ovoïdes très chromatiques, lumière réduite,

nombreuses mitoses (Fig. 56. *m.*), chondriocontes filamenteux, mais encore peu denses. L'imprégnation, toujours purement vacuolaire, n'intéresse qu'une ou deux vacuoles, à l'apex du noyau. Peu à peu, les tubes néoformés envahissent le rein et repoussent vers le bord externe les tubes en voie de dégénérescence. Dès le stade X, le tissu néoformé occupe presque tout le rein et est le seul capable de fonctionner. Aux stades XI et XII apparaissent des grains de ségrégation dans les cellules des tubes à bordure en brosse, tandis que le chondriome a pris un développement normal (Fig. 57. *g.*, *ch.*). Les

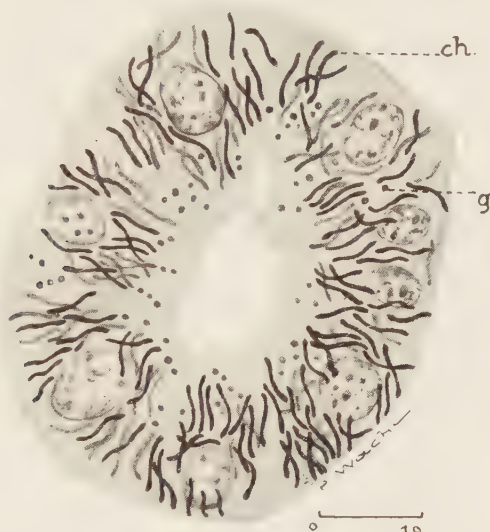


Figure 57. — Têtard d'Alyte, stade XIII. Tube à bordure en brosse. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

Tube néoformé fonctionnel ayant déjà accumulé des grains de ségrégation : *g.* ; *ch.* : chondriocontes bien développés.

grains, qui sont toujours entourés d'une aréole claire, montrant ainsi leur nature vacuolaire, peuvent souvent être très nombreux en certains tubes, ce qui donne des images comparables à celles que nous avons trouvées très fréquemment chez les Batraciens hibernants. Ce phénomène est certainement dû à l'abondance du matériel à éliminer, mis en liberté par la régression rapide de la queue ; le débit des voies excrétrices n'est sans doute pas assez rapide pour éviter une accumulation intracellulaire transitoire qui, au stade XIII, diminuera notablement. L'imprégnation argentique intéresse exclusivement ces

grains qui sont entourés d'une aréole représentant la rétraction du contenu vacuolaire au moment de la fixation (Fig. 58. *v.*, *a.*). Une zone de Golgi stable tend alors à se former par l'apparition, dans la région vacuolaire, d'une accumulation de lipides diffus s'imprégnant en gris

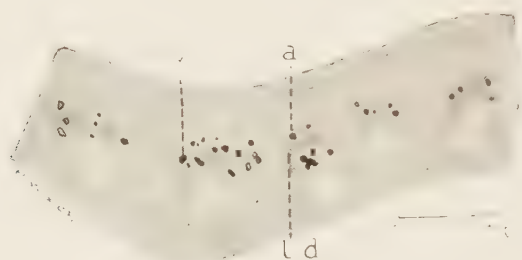


Figure 58. — Têtard d'Alyte, stade XIII. Cellules à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

Constitution dans les tubes néoformés d'une zone de Golgi avec des vacuoles imprégnées : *v.*, entourées d'aréoles de rétraction : *a.*, et de lipides diffus imprégnés : *l.d.*

(Fig. 58, *l. d.*). Les grains de ségrégation, qui représentent le vacuome et ses dérivés, donnent souvent, pendant cette période, les réactions des corps puriques, tout comme pendant l'hibernation. Au stade XIII, le processus de néoformation est très ralenti, mais tient alors à l'accroissement normal de l'organe. Il n'y a plus d'îlots de dégénérescence et la bande externe conjonctivo-leucocytaire a également régressé.

*
* * *

Le phénomène de dégénérescence suivie de rénovation rénale apparaît ainsi comme la liquidation de la crise provoquée dans l'organisme en général par les phénomènes des derniers temps de la vie larvaire et par ceux de la métamorphose. Nous avons, d'autre part, observé, chez les adultes de *Rana esculenta* sacrifiés au printemps, des phénomènes de rénovation rénale. On peut alors se demander si les crises périodiques traversées par les animaux adultes du fait de l'hibernation ne se traduisent pas, au moment du réveil, par une liquidation (analogue à celle observée chez les têtards d'Alytes) qui renterait sur l'appareil rénal. Nous n'avons pas encore étudié méthodiquement la question ; néanmoins, chez les quelques individus que nous avons eu l'occasion d'examiner au moment du réveil printanier,

nous avons revu des images de dégénérescence tubulaire et de néoformation comparables à celles déjà décrites chez les têtards d'Alytes. Il semble d'ailleurs que, chez les adultes, les phénomènes soient plus atténués et qu'ils se localisent à certains tubes et à certaines zones du rein.

Ces dernières observations devaient suggérer, pour le cas des têtards d'Alytes que nous avons étudié, une interprétation nouvelle : les phénomènes rénaux seraient dus simplement au fait que nos têtards venaient de se réveiller du sommeil hivernal. Ils coïncideraient donc de manière fortuite avec les phénomènes de prémétamorphose. Pour élucider cette question, nous avons repris l'étude du rein chez les têtards d'Alytes, provenant d'œufs de printemps et sacrifiés au mois de septembre de la même année, sans que soit intervenue aucune phase de sommeil. Nous avons retrouvé chez ces animaux, aux différents stades du développement des membres, des figures tout à fait analogues à celles que nous avons décrites plus haut : l'accumulation protéique est peut-être plus faible, mais les phénomènes de régression, suivie de néoformation, de l'appareil rénal, se retrouvent aux mêmes stades chez les deux catégories d'animaux. L'influence de l'hibernation ne fait donc qu'accuser chez les têtards sacrifiés au printemps un phénomène qui se retrouve chez tous les têtards d'Alytes.

Enfin, nous avons pu observer quelques reins de têtards de *Discoglossus* au moment de la fin de la vie larvaire et pendant la métamorphose. Chez ces animaux, aucune phase de sommeil n'était non plus intervenue. Nous y avons retrouvé les mêmes images que chez les Alytes sacrifiés au mois de septembre. Les phénomènes que nous avons décrits ne sont donc pas particuliers aux seuls Alytes.

Le mécanisme même des phénomènes que nous venons de décrire demeure difficile à pénétrer. S'il semble que la néoformation de l'appareil rénal suive automatiquement la régression des tubes rénaux primitifs, tout revient à rechercher pourquoi apparaissent les phénomènes de régression. Ici, nous ne pouvons que formuler des hypothèses. Il est particulièrement intéressant de comparer nos résultats avec ceux qu'a obtenus expérimentalement DAWSON (1933) chez *Necturus*, à la suite d'injections intrapéritonéales d'encre de Chine. DAWSON observe une résorption, par les cellules à bordure en brosse, de l'encre de Chine qui a pénétré dans les lumières des tubes par la voie des néphrostomes. Cette résorption n'est pas la seule conséquence de la pénétration de l'encre de Chine dans les tubes rénaux ; car, à la suite

d'injections répétées, on observe un gonflement des capsules de Bowmann produit par le blocage des tubes distaux, tandis que le tissu interstitiel est envahi par les macrophages remplis de granules d'encre de Chine phagocytée. Les images que nous avons observées pendant la fin de la vie larvaire chez les Alytes, du point de vue de l'accumulation des protides intracellulaires, du gonflement des capsules de Bowmann et de l'envahissement du tissu interstitiel par des macrophages bourrés de granulations protéiques, sont du même ordre que celles que DAWSON a obtenues expérimentalement au moyen de l'encre de Chine. Une telle similitude tendrait à confirmer l'hypothèse d'une résorption de protéides chez l'Alyte au niveau du tube à bordure en brosse vers la fin de la vie larvaire ; cette résorption serait donc à l'origine de tout le phénomène de dégénérescence qui la suit. Il faudrait, comme l'ont montré GÉRARD et CORDIER pour d'autres cas, considérer qu'au cours de la crise larvaire la perméabilité glomérulaire devient telle que les molécules protéiques peuvent filtrer à travers le glomérule et qu'elles sont alors automatiquement résorbées par les cellules à bordure en brosse.

III. — CONCLUSIONS.

On sait que le tube urinaire des Batraciens adultes débute par un corpuscule de Malpighi comprenant un assez gros glomérule qu'entoure une capsule de Bowmann. Suit un collet cilié de longueur variable : de longueur maxima chez les Urodèles. Le collet peut manquer chez les Anoures. Le chondriome et le vacuome sont apicaux. Les néphrostomes des Urodèles ont la même structure que le collet cilié.

Le tube à bordure en brosse possède un appareil mitochondrial développé : ce sont de grands filaments sinueux occupant une grande hauteur dans la cellule. La coloration vitale au rouge neutre y met en évidence un système de vacuoles équatoriales chez l'*Axolotl*, au-dessus desquelles s'étagent les produits de sécrétion du vacuome qui ne sont décelables par le rouge neutre qu'à la faveur de colorations prolongées. Les imprégnations mettent en évidence une zone de Golgi typique, comprenant les vacuoles colorables par le rouge neutre ainsi que des chondriosomes périvacuolaires et des lipides diffus. Chez les animaux en hibernation, les cellules sont bourrées de grosses granulations qui repoussent mécaniquement le vacuome dans les zones restées libres du cytoplasme. Dans ce cas, l'imprégnation

sera toujours purement vacuolaire : il n'y aura plus de zone de Golgi, l'existence de celle-ci n'étant possible que lorsque les différents constituants occupent, les uns par rapport aux autres, une situation à peu près stable.

Le tube grêle ne diffère du collet cilié que par l'absence des cils.

Dans le segment à bâtonnets, les cellules sont moins hautes et ne possèdent pas de bordure différenciée : le chondriome se présente sous l'aspect de bâtonnets de Heidenhain. Vers l'apex, on observe des chondriosomes plus sinueux qui s'insinuent entre les vacuoles colorables par le rouge neutre et imprégnables à l'argent. Ces chondriosomes participent fréquemment à l'imprégnation et contribuent à constituer une zone de Golgi apicale.

Le tube collecteur offre un intérêt particulier, car il comprend deux catégories de cellules, ainsi que l'avaient déjà montré WIGERT et EKBERG en 1903. Une première catégorie de cellules (« cellules principales » des auteurs suédois), constitue le revêtement propre du tube et peut être comparée aux cellules du tube grêle ; les autres présentent des caractères tout à fait à part que WIGERT et EKBERG assimilent à ceux des cellules bordantes des glandes fondiques de l'estomac. Ces « cellules bordantes » se caractérisent par l'existence d'un canalicule intracellulaire en communication avec la lumière du tube rénal. Nous avons pu montrer que ces cellules sont d'origine extrarénale, et assister à leur pénétration dans le tube urinaire. Dans les stades les plus jeunes, elles sont tout à fait extérieures au tube et offrent l'aspect des monocytes du sang ou de cellules libres du conjonctif. Le canalicule intracellulaire dérive du développement considérable du vacuome, primitivement apical, de ces éléments, et probablement par suite de rétention aqueuse ; tandis que naît au contact du noyau un vacuome secondaire qui essaimera, par la suite, dans le cytoplasme. Le chondriome, réduit à l'origine à un petit cône juxta-nucléaire, se développe et forme de longs filaments. OKKELS a récemment montré que, de même que les cellules spéciales des autres Vertébrés, ces cellules présentent une argentophilie marquée. Nous avons pu constater, par ailleurs, que c'est à la suite des états de crise traversés par l'organisme, comme l'hibernation et la crise larvaire, que l'envahissement du tube rénal par de nouvelles cellules spéciales était le plus intense, le tube prenant, à ces époques, un aspect pluristratifié caractéristique. Il est très probable que cette analogie, qui résulte de l'argentophilie, n'est pas la seule qui rapproche ces cellules des

cellules spéciales des Mammifères et qu'elle s'étend à d'autres propriétés particulières à ces éléments. Notons que l'on retrouve des cellules tout à fait analogues chez les Dipneustes (CORDIER, 1928).

Les recherches que nous avons faites sur le pronéphros et le mésonephros embryonnaires nous ont montré que les premiers éléments du vacuome des cellules du tube à bordure en brosse et du segment à bâtonnets naissent par suite de la séparation, au sein du cytoplasme, d'une phase aqueuse constituée par les produits que met en évidence l'hydratation des plaquettes vitellines. Les imprégnations n'intéressent, dans les stades très jeunes, que les vacuoles, et il faut attendre que la situation comparée des vacuoles et des chondriosomes se soit stabilisée pour qu'il puisse se constituer une véritable zone de Golgi.

A la fin de la vie larvaire, on assiste à une évolution de l'appareil rénal que caractérisent trois ordres de phénomènes concomitants :

1^o Une accumulation considérable de matériaux de désassimilation, imparfaitement désintégrés, aboutissant à un véritable blocage du rein. Cette accumulation est particulièrement forte au cours des premiers stades de la métamorphose rénale.

2^o Une dégénérescence totale des tubes rénaux larvaires, qui commence d'une manière très précoce, avant le stade V, bien avant l'apparition des membres antérieurs, pour être presque achevée au stade X, au moment de cette apparition. A cette dégénérescence succède une phagocytose des tubes larvaires par des lymphocytes qui envahissent le tissu rénal.

3^o Une néoformation de tout l'appareil excréteur, très active dès la fin du stade V, qui aboutit à repeupler le rein de tubes fonctionnels dès le stade X, c'est-à-dire au moment où le travail demandé à l'appareil rénal va devenir intense à raison de la grande quantité des déchets à éliminer par suite de la régression de la queue.

CHAPITRE VI

LE REIN DES TÉLÉOSTÉENS

AUDIGÉ (1910) a classé, d'après leurs reins, les Téléostéens en quatre groupes :

1^{er} groupe : rein céphalique à fonction rénale : rein médian plus ou moins développé, pas de rein postérieur.

2^e groupe : rein céphalique entièrement lymphoïde : rein médian seul fonctionnel et à circulation porte.

3^e groupe : un seul rein, le rein médian, sans circulation artérielle et sans glomérules (ex. : Lophobranches).

4^e groupe : (il comprend la plus grande partie des Téléostéens) on peut distinguer trois reins : le rein céphalique est lymphoïde chez l'adulte : le rein médian possède une circulation porte ; le rein postérieur a une circulation purement artérielle.

Notre étude a porté exclusivement sur les reins médians. Parmi les reins médians, il convient de distinguer les reins aglomérulaires (Lophobranches) et les reins glomérulaires (4^e groupe). Dans la plupart des cas, un tissu lymphoïde plus ou moins abondant entoure les canalicules rénaux.

I. — HISTORIQUE

A. REINS GLOMÉRULAIRES

La plupart des poissons osseux ont des reins médians possédant des glomérules. POLICARD et MAWAS (1906), confirmant la topographie décrite par HÜFNER (1866), distinguent quatre segments dans le tube rénal :

1^o Glomérule et capsule de Bowmann.

2^o Un segment à cuticule striée.

3^o Un segment à bâtonnets.

4^o Un canalicule excréteur.

Ces canalicules possèdent, en outre, des diverticules en cul-de-sac qui ne se distinguent par aucun caractère histologique spécial. Les canalicules sont séparés par une véritable gangue de tissu lymphoïde, déjà signalée par STANNIUS (1854), dans laquelle sont en quelque sorte noyés les canalicules.

Le glomérule est petit : il n'y a pas de collet et le segment à bordure en brosse s'abouche directement à la capsule de Bowmann. Les auteurs distinguent dans l'épithélium de ce segment deux types de cellules : les cellules principales de forme pyramidale et d'autres cellules, minces, à noyau aplati, signalées par CREVATIN (1904), et que POLICARD et MAWAS appellent « cellules intercalaires ». Du côté de la lumière, les limites sont bien marquées par des « *Kittleisten* » très nets. Seules les cellules principales sont l'objet d'une description précise : le noyau est volumineux ; le protoplasme renferme des enclaves : mitochondries filamenteuses, grains de ségrégation, et vacuoles rhagiocrines prenant le rouge neutre ; la bordure en brosse est constante.

Au segment à cuticule striée fait suite un segment à bâtonnets à une seule assise cellulaire et ne possédant pas de cuticule. Il existe cependant chez ces animaux des formations vibratiles, mais disséminées tout le long du canalicule ; de place en place, dans un segment comme dans l'autre, se trouvent des cellules à longues flammes vibratiles.

Au segment à bâtonnets succède un segment excréteur : la transition s'accomplit par l'apparition entre les cellules à bâtonnets de cellules en raquette dont le nombre augmente pendant que disparaissent les bâtonnets. Dans le canal collecteur proprement dit, l'épithélium est stratifié et comporte, outre des cellules banales et des cellules en raquette, des cellules muqueuses caliciformes.

AUDIGÉ (1910) donne du rein moyen des Téléostéens une description très différente : il voit un collet séparant la capsule de Bowmann du tube contourné. Ce collet est important et peut même atteindre 150 μ . de long. Les cellules sont hautes sans posséder d'enclaves : seuls des corpuscules basaux sont à la base des cils. Ceux-ci sont disposés en faisceaux agglutinés et courts.

Le tube contourné suit ce collet sans transition ; il est suivi de même, sans transition, par le tube collecteur. Le tube contourné est très long et possède des diverticules borgnes. Dans les cellules rénales, AUDIGÉ voit un réseau mitochondrial, net, surtout au pôle basal. Dans les mailles de ce réseau, au pôle apical, sont des grains de sé-

grégation. Pour lui, l'excrétion se produit par crises qui se terminent par l'expulsion de grosses vésicules avec rupture de la bordure en brosse. Les cellules ne seraient pas susceptibles de fonctionner ainsi très longtemps : mais elles arriveraient rapidement à un tel degré d'usure qu'elles seraient facilement disloquées par des phagocytes qui, venus du tissu lymphoïde environnant, pénétreraient entre les cellules et y creuseraient même des galeries. Les cellules usées et ainsi phagocytées seraient remplacées par des éléments, néoformés eux-mêmes dans une couche matricielle entourant les canalicules.

Les tubes collecteurs sont formés d'une seule couche de cellules reposant sur une adventice conjonctive. Il convient de distinguer deux types de cellules : les unes, pyramidales, à cytoplasme facilement colorable, les autres, plus claires, à gros noyaux, affectant une forme en massue. Dans la lumière même des tubes et contre le pôle apical des cellules, AUDIGÉ voit une lamelle de substance à allure muqueuse.

KRAUSE (1923) donne une tout autre description. Il ne voit de bâtonnets que dans le tube contourné. Le segment moyen n'en a pas ; c'est seulement un segment mince. Enfin KRAUSE ne voit nulle part de segment borgne.

Tout récemment, GUIEYSSE-PÉLISSIER (1932), sans paraître d'ailleurs connaître les hypothèses émises par les auteurs précédents, apporte une nouvelle interprétation de la structure complexe du tube à bordure en brosse, étudiée déjà par CREVATIN, POLICARD et MAWAS, et AUDIGÉ. Pour GUIEYSSE-PÉLISSIER, les cellules intercalaires de POLICARD et MAWAS seraient des noyaux de lymphocytes, greffés dans les cellules épithéliales rénales, suivant un processus que l'auteur a déjà décrit (1911) sous le nom de caryoanabiose. Il conclut en émettant l'hypothèse que ces noyaux greffés seraient destinés à remplacer le noyau principal anémié.

A lire ces divers travaux, il devient très difficile de se faire une idée du tube urinaire chez les Téléostéens, les descriptions des auteurs ne s'accordant en rien sur la constitution même du tube urinaire. Il apparaît, néanmoins, que le tube à bordure en brosse est le siège de phénomènes spéciaux qui aboutissent à lui donner une nature stratifiée aberrante. Mais si les auteurs tombent d'accord pour l'observation du phénomène, les interprétations fournies sont aussi diverses qu'ingénieuses. Nous nous sommes appliqué, dans l'étude qui va suivre,

à préciser ces deux points : constitution du tube rénal ; nature des cellules « intercalaires ».

B. REINS AGLOMÉRULAIRES

Parmi les reins agglomérulaires, les reins des Lophobranches ont été l'objet de peu de travaux. La première description est due à HUOT (1902) ; une étude complète a été publiée par VERNE (1922). Le rein, qui renferme beaucoup de tissu lymphoïde, est un organe asymétrique formé autour d'une veine cardinale postérieure ; il n'y a pas de glomérule et la circulation est uniquement veineuse. L'auteur montre qu'il est malaisé d'établir sur un critère cytologique une division du canalicule urinaire en segments distincts comme chez les autres Poissons ; les régions purement vectrices se réduisent à rien et les cellules présentent à tous les niveaux des phénomènes sécrétoires. Le seul caractère qui autorise cette division est la présence d'une bordure, ou son absence. On distingue donc : 1^o un segment à bordure ; cette bordure se présente d'ailleurs sous des aspects très variables allant de véritables cils à une simple cuticule striée ; 2^o un segment sans bordure correspondant au tube à bâtonnets de POLICARD et MAWAS ; 3^o un court segment vecteur aboutissant au canal de Wolff.

Dans le premier segment, les cellules sont hautes et toutes semblables entre elles ; il n'existe pas de cellules intercalaires, comme en ont décrit POLICARD et MAWAS chez d'autres Poissons, ni d'envahissement leucocytaire. Le noyau est central ; dans le protoplasma apical, VERNE ne voit pas de vacuoles, mais, dans quelques rares cellules, des boules qui prennent l'hématoxyline au fer. Dans la région basale, et exclusivement dans cette région, se trouve l'appareil mitochondrial qui affecte souvent l'aspect de bâtonnets. Le deuxième segment ne diffère du premier que par l'absence de la bordure ; le segment excréteur est tapissé de cellules cubiques qui ne présentent pas de différenciation notable. L'auteur, étudiant ensuite histophysiologiquement les reins des Lophobranches, conclut que les cellules glandulaires rénales sont le siège de phénomènes d'excrétion.

Depuis lors, EDWARDS (1928-1929) a étudié la structure et le fonctionnement du tube rénal. Nous avons nous-même, en 1928, appliqué la méthode des techniques convergentes à l'examen des constituants cytoplasmiques des cellules rénales chez les Lophobranches.

II. — RECHERCHES PERSONNELLES

A. REINS GLOMÉRULAIRES

Constitution du tube urinaire. — Les tubes urinaires sont complètement noyés dans un abondant tissu lymphoïde. Nous avons adopté la classification des segments due à POLICARD et MAWAS :

- I. — Corpuscule de Malpighi, comprenant le glomérule et la capsule de Bowmann ;
- II. — Tube à bordure en brosse ;
- III. — Pièce intermédiaire constituée par un segment à bâtonnets ;
- IV. — Tube collecteur muqueux.

Nous avons étudié le rein de la Carpe.

1^o TECHNIQUES CYTOLOGIQUES GÉNÉRALES

Tube à bordure en brosse. — Le tube à bordure en brosse qui suit immédiatement la capsule de Bowmann est constitué de hautes cellules prismatiques limitées du côté de la lumière par une bordure en brosse très nette et par un système très développé de bandelettes obturantes. Le noyau ovalaire est basal. L'appareil mitochondrial est composé de deux ensembles distincts.



Figure 59. — Carpe. Cellules à bordure en brosse. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

Le chondriome basal : *c.b.*, est formé de filaments raides tandis que le chondriome apical : *c.a.*, consiste en filaments flexueux s'insinuant entre les vacuoles claires : *v.* ; *L.* : lymphocytes s'insérant entre les cellules rénales.

1^o Chondriome basal (Fig. 59, *c. b.*). — Nous observons, à la base des cellules et passant sous les noyaux, de nombreux filaments mito-

chondriaux serrés qui montent le long des flancs du noyau sans atteindre d'ailleurs la région équatoriale de ces noyaux.

2° *Chondriome apical* (Fig. 59, *c. a.*). — Entre le pôle apical des noyaux et l'apex des cellules le protoplasme est muni d'un chondriome constitué de filaments flexueux et allongés en forme de lacis. Entre les mailles de ce lacis, sont des grains dont quelques-uns, les plus basaux, peuvent également se teinter par la fuchsine, mais dont la plupart restent incolores et apparaissent en blanc sur le fond de la cellule (Fig. 59, *v.*).

Cellules secondaires. — Entre ces cellules, que les auteurs ont appelées cellules principales, on distingue généralement des noyaux ovoïdes ou de forme irrégulière (Fig. 59, *L.*) placés plus ou moins près de la lumière du tube. On peut remarquer que ces noyaux sont absolument semblables aux noyaux des lymphocytes qui forment la masse principale du rein et qui enserrrent les tubes urinaires. Nous n'hésitons pas à penser que ces noyaux sont simplement ceux de lymphocytes qui envahissent les tubes urinaires et qui viennent s'intercaler entre les cellules proprement rénales. Que deviennent alors ces noyaux ? Ils se rapprochent toujours davantage de la lumière des tubes ; mais il faut reconnaître qu'il est assez rare d'en voir dans la lumière même des tubes à bordure en brosse. Nous en avons cependant vu quelques-uns (Fig. 60, *L₂*) et nous avons pu constater qu'ils étaient entourés d'une légère couche de protoplasma, avec quelques mitochondries accumulées à l'un des pôles. Il s'agit donc là, non pas de noyaux isolés, mais bien de lymphocytes complets. Il est probable que ces cellules mettent longtemps avant de traverser la paroi des tubes. Au contraire, elles ne restent pas longtemps dans la lumière des tubes à bordure en brosse, mais sont rapidement entraînées dans les tubes distaux où nous en avons vu fréquemment et en grande abondance. Il nous a même été permis de constater chez un individu un phénomène que nous avons déjà décrit chez la Grenouille hibernante : l'excrétion d'hémoglobine. Quelques-uns des lymphocytes en question avaient, en effet, phagocyté des globules rouges (Fig. 60, *L. m.*) ; mais, à l'encontre de ce que nous avons pu observer chez la Grenouille, le lymphocyte est ici excrété avec son contenu. Nous retrouvons alors dans les tubes distaux les phagocytes, avec des morceaux de globules rouges phagocytés (Fig. 60, *M.*). La structure si spéciale de ce rein de Poisson, où le tissu lymphoïde l'emporte de beaucoup en importance sur le tissu rénal proprement dit, n'est pas sans appuyer l'hypothèse que

nous formons : à savoir que, chez ces Vertébrés inférieurs, le rein constitue une voie d'issue non seulement pour les produits normaux de l'urine, mais aussi pour les éléments sanguins usés. La différence avec les Batraciens consiste seulement en ceci que cette sorte de rénovation sanguine, au lieu d'être intermittente comme chez les Batraciens, où elle semble s'établir pendant le seul sommeil hivernal, est continue chez les Poissons, tout au moins chez ceux que nous avons étudiés. Cette continuité prend, du reste, la valeur d'un fait bien établi, puisque tous les auteurs qui ont décrit les reins des Poissons ont vu les cellules intercalaires en question.

Segment à bâtonnets. — Le segment à bâtonnets (Fig. 60) est formé de cellules plus hautes et plus larges que le précédent ; mais ce



Figure 60. — Carpe. Segment à bâtonnets. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

La figure montre le passage progressif des lymphocytes dans la lumière du tube urinaire. L_1 : lymphocyte s'insinuant entre deux cellules rénales. L_2 : lymphocyte tombé dans la lumière du tube rénal. Certains lymphocytes : Lm , peuvent avoir phagocyté de l'hémoglobine qui est excrétée en même temps qu'eux ; on retrouve des masses hémoglobinières : M , dans la lumière du tube.

sont des cellules de forme pyramidale avec un gros noyau rond et basal. Le protoplasme est rempli de chondriocentes allongés et droits qui vont de la base à l'apex de la cellule. Ces chondriocentes, bien que très minces, représentent à l'évidence une formation comparable en tous points aux bâtonnets de Heidenhain des Amphibiens. Dans ce segment, comme dans le tube précédent, nous constatons l'envahissement

lymphocytaire. Mieux encore que le précédent, ce segment permet de reconnaître sans peine les deux éléments. Les lymphocytes (Fig. 60, L_1) apparaissent nettement intercalés, chaque lymphocyte alternant en général avec une cellule rénale. Les noyaux eux-mêmes sont tout à fait différents ; car le noyau des lymphocytes est, en quelque sorte, étiré en hauteur et très chromatique, tandis que le noyau rénal est rond et à peu près dépourvu de toute chromatine. Le phénomène apparaît particulièrement saisissant sur des préparations traitées par les méthodes hématologiques, au panoptique par exemple.

Tube collecteur. — Au segment à bâtonnets fait suite un segment beaucoup plus large et à grande lumière : le tube collecteur. Le passage de l'un à l'autre se fait graduellement par l'élévation de la hauteur des éléments, qui deviennent à la fin des cellules prismatiques à noyau semi-basal placé au tiers inférieur de la cellule. Le sommet apical est clair. Sous le noyau et entre le noyau et la zone apicale claire, s'étendent de très fins filaments sinueux allongés de bas en haut. A mesure que ces tubes se différencient par cet accroissement de leurs cellules, apparaît, comme l'ont montré les auteurs, une véritable gangue conjonctive qui vient renforcer la membrane basale des

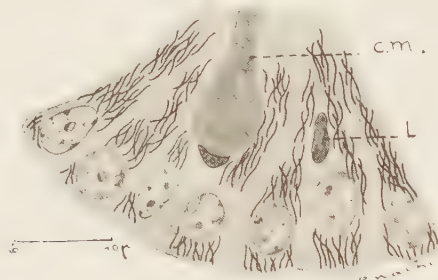


Figure 61. — Carpe. Cellules du tube collecteur. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

c. m. : cellule caliciforme à mucus ; *L.* : lymphocyte entre deux cellules rénales.

cellules. En même temps, entre les cellules que nous venons de décrire, viennent s'intercaler de belles cellules caliciformes à mucus (Fig. 61, *c. m.*), qui deviennent toujours plus nombreuses à mesure que l'on s'avance dans le tube. Le noyau situé à la base de la grosse goutte de mucus est en forme de coupe. En plus de ces formations spécifiquement rénales, de très nombreux lymphocytes (Fig. 61, *L.*), provenant

de la masse lymphoïde et du conjonctif de la membrane basale, s'insinuent entre les cellules rénales et viennent s'étirer vers la lumière du tube. Dans certains cas, la lumière s'encombre de floccules de mucus au milieu desquels sont englobés toutes sortes de débris de lymphocytes.

2^o IMPRÉGNATIONS MÉTALLIQUES

Tube à bordure en brosse. — Les corps de Golgi se présentent le plus souvent sous la forme de cinq ou six petits granules imprégnés *in toto* et localisés dans la région apicale des cellules, juste en dessus du noyau (Fig. 62, *v.*). Ces grains, parfaitement isolés, sont presque

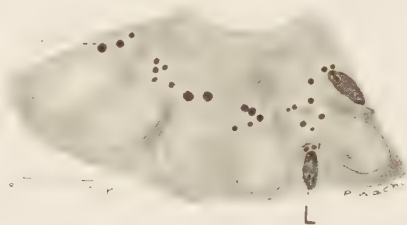


Figure 62. — Carpe. Cellules à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

L'imprégnation intéresse uniquement des vacuoles apicales : *v.*; *L.* : lymphocytes s'insinuant entre les cellules rénales. On observe que les quelques vacuoles juxtanucléaires de ces lymphocytes sont parfaitement imprégnées.

toujours bien ronds. Il se peut qu'ils aient subi des commencements d'altération : ils présentent alors une forme quelque peu irrégulière, mais sans jamais diffuser au point de contracter des anastomoses. Il est probable que le produit sécrété est suffisamment épais pour empêcher pareil phénomène de se produire. Ces grains, de nombre et de grosseur variables, suivant les tubes et suivant les individus observés, correspondent parfaitement aux enclaves et aux grains que nous avons observés par les techniques mitochondriales : il s'agit de vacuoles qui accumulent le produit de la sécrétion.

Dans certaines préparations, on a pu mettre en évidence, en même temps que ces grains noirs correspondant au vacuome (Fig. 63, *d.*), des filaments noirs bien individualisés situés entre les vacuoles et représentant l'imprégnation du chondriome de la zone de Golgi (Fig. 63.

c. a.). Il arrive alors souvent que toute la zone de Golgi prenne une teinte grise.

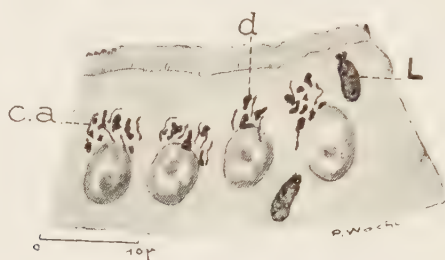


Figure 63. — Carpe. Cellules à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent (Cajal).

L'imprégnation intéresse, outre des dictyosomes : *d.*, représentant des vacuoles ayant un peu diffusé, des chondriosomes apicaux : *c. a.* ; *L.* : Lymphocytes s'insinuant entre les cellules rénales, et dont le vacuome est imprégné.

Enfin, dans quelques tubes, seuls sont imprégnés les filaments en question, les grains restant en clair. Nous trouvons, dès lors, chez ces animaux les trois aspects typiques que peut revêtir ce que l'on a appelé l'« appareil de Golgi » : le vacuome seul, le chondriome de la zone seul, le vacuome et le chondriome associés avec la zone protoplasmique diffuse. La zone de Golgi est donc ici nettement caractérisée.

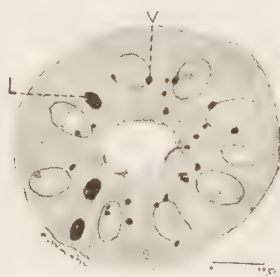


Figure 64. — Carpe. Segment à bâtonnets. — Imprégnation à l'argent (Cajal-alcool).

L'imprégnation intéresse uniquement des vacuoles : *v.* ; *L.* : lymphocytes s'insinuant entre les cellules rénales.

Segment à bâtonnets. — Il est assez malaisé d'obtenir des imprégnations au niveau du segment à bâtonnets ; nous sommes parvenu cependant à mettre en évidence, dans ces cellules, deux ou trois corps de

Golgi de forme généralement arrondie, quelquefois irrégulière. Ces corpuscules sont, en général, supranucléaires, mais d'ailleurs très rapprochés du noyau : souvent on en trouve qui descendent sur les flancs du noyau, mais toujours collés au noyau (Fig. 64, *v.*). Dans d'autres cas on observe, coiffant le pôle apical du noyau, un appareil formé de filaments entrelacés et assez serrés. Entre les mailles et



Figure 65. — Carpe. Segment à bâtonnets (partie terminale). — Imprégnation à l'argent (Cajal).

L'imprégnation met en évidence une zone de Golgi apicale juxtanucléaire : *z. g.*, qui tend à prendre une forme générale conique, faisant ainsi transition avec le segment suivant. *L.* : lymphocytes s'insinuant entre les cellules rénales.

au-dessus, vers la lumière, sont les grains, généralement imprégnés, mais parfois restés clairs : il s'agit donc, en ce cas, d'imprégnation de filaments mitochondriaux entrant en composition dans la zone de Golgi (Fig. 65, *z. g.*). D'une manière générale, tout le protoplasme de ces cellules prend une teinte beaucoup plus sombre que dans le segment précédent.

Tube collecteur. — Les cellules non muqueuses du tube collecteur sont exactement du même type que celles du segment à bâtonnets ; mais la zone qui s'étend au-dessus du noyau est plus effilée et plus haute. L'imprégnation apparaît sous la forme d'un système conique à angle beaucoup plus aigu que dans les cellules du segment à bâtonnets (Fig. 66, *z. g.*). Ce cône coiffe le pôle apical du noyau ; il est formé de filaments enchevêtrés de nature mitochondriale entre les mailles desquels sont quelques vacuoles imprégnées. Tout le protoplasme de cette zone

conique est, au surplus, fortement teinté et constitue la zone de Golgi. Le chondriome spécial de cette zone est constitué par la base du système de chondriocoques surpranucléaires.

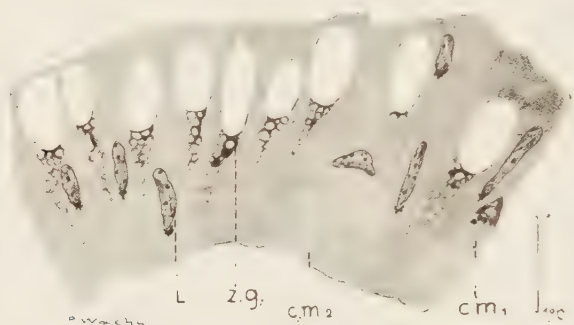


Figure 66. — Carpe. Cellules du tube collecteur. — Imprégnation à l'argent (Cajal).

L'imprégnation des cellules propres du tube forme une zone de Golgi : z. g., en cône aigu. Lorsque les cellules muqueuses sont peu évoluées, on distingue à la base du mucus des vacuoles imprégnées *in toto* et des grains partiellement imprégnés (cellule *c.m.*₁). Dans les cellules chargées de mucus (*c.m.*₂) on n'imprègne plus rien. L. : lymphocytes s'insinuant entre les cellules rénales avec leur zone de Golgi juxtanucléaire imprégnée.

Dans les cellules qui ont accumulé beaucoup de mucus, il est impossible de mettre en évidence autre chose que quelques fins filaments noirs à la base de la grosse goutte de mucus. Ceux-ci peuvent même manquer entièrement (Fig. 66, *c.m.*₂). Mais dans les cellules où le mucus est en voie d'élaboration, on distingue vers le bas de ce mucus, tout contre le noyau, quelques grains imprégnés *in toto*, puis, plus haut, des grains dont le contour seul est imprégné et le centre clair (Fig. 66, *c.m.*₁). A mesure que l'on s'élève dans la colonne de mucus, les grains muqueux sont de moins en moins imprégnés. Ces cellules sont un type assez démonstratif de la formation du mucus aux dépens du vacuome (formation calquée sur celle du mucus dans les cellules intestinales, comme l'ont décrit DORNESCO et VALVERDE, 1930).

Cas des lymphocytes. — Dans tous ces tubes, où s'insinuent des lymphocytes plus ou moins nombreux, on peut parfois mettre en évidence, à l'une ou l'autre extrémité de leurs noyaux effilés, une ou deux fines granulations noires qui constituent l'imprégnation du vacuome de ces éléments (Fig. 62, 63, 64, 65, 66, L.).

3^o TECHNIQUES HISTOCHIMIQUES

Lipides. — La technique de Dietrich à l'hématoxyline de Kultschitzky, et celle de Ciaccio au Soudan III, ne nous ont pas montré d'autres lipides que ceux qui sont liés au chondriome ; mais elles nous ont permis d'apprécier la richesse particulière du chondriome apical du tube à bordure en brosse. Ce qui n'a d'ailleurs rien de surprenant si l'on se rappelle que ce chondriome constitue le chondriome spécial de la zone de Golgi. Les grains apicaux de ce même segment brunissent par l'hématoxyline de Kultschitzky, mais ne donnent pas de coloration par la réaction caractéristique de Ciaccio au Soudan III.

B. REINS AGLOMÉRULAIRES

Nous nous bornerons à donner ici un court résumé des résultats que nous avons obtenus antérieurement au niveau des cellules rénales des Lophobranches. Pas plus que VERNE, nous n'avons pu discerner d'autre critère distinctif des deux premiers segments, si ce n'est la présence de la bordure ou son absence. Le chondriome est toujours constitué par des filaments allongés qui occupent la région protoplasmique basale et ne dépassent pas le niveau du noyau ; ces formations mitochondriales représentent seules les constituants lipoides. Nous avons mis en évidence, par la méthode de coloration vitale au rouge neutre, un système de trois ou quatre petites vacuoles colorées d'une façon homogène et polarisées à l'apex du noyau. En revanche, nous n'avons pas vu de grains comme chez les Amphibiens ; il est néanmoins probable que ce sont certaines de ces vacuoles que VERNE avait pu colorer par l'hématoxyline au fer. Les imprégnations métalliques nous ont donné en noir des images absolument comparables aux résultats des examens vitaux ; l'identité des images est complète. La localisation toute différente du vacuome, toujours apical, et du chondriome, toujours basal, est certainement la raison de la pureté constante de l'imprégnation : il ne peut jamais se former de zone de Golgi.

III. — CONCLUSIONS

Le rein des Poissons offre un cas tout à fait particulier, à raison de l'énorme développement du tissu lymphocytaire dans lequel sont noyés les tubes rénaux. Le retentissement de cette gangue lymphoïde sur la structure du rein des Poissons est considérable et son influence sur le fonctionnement est certaine. Distinguons tout de suite les reins qui possèdent des glomérules de ceux qui n'en possèdent pas.

Le tube urinaire de la Carpe comprend un corpuscule de Malpighi constitué d'un glomérule assez gros qu'entoure une capsule de Bowmann.

Le tube à bordure en brosse suit immédiatement la capsule de Bowmann. Les cellules sont hautes et la bordure apicale est bien développée : le chondriome est formé de filaments très denses montant le long des flancs du noyau. Dans la zone supranucléaire, on observe des chondriocontes flexueux en forme de lacis, entre les mailles duquel sont logés des grains souvent fuchsinophiles et, en tout cas, parfaitement imprégnables par l'argent : ils constituent le vacuome et ses dérivés. Les chondriosomes périvacuolaires participent parfois à l'imprégnation : dans ce cas, toute la zone des grains noircit et constitue la zone de Golgi de ces éléments. Entre ces cellules à bordure en brosse, on distingue des noyaux ovoïdes absolument semblables à ceux des lymphocytes. Nous avons pu montrer, contrairement à l'opinion de GUIEYSSÉ-PÉLISSIER qui les considère comme des noyaux de remplacement greffés dans les cellules rénales, qu'il s'agissait bien là de lymphocytes et que ceux-ci finissaient par tomber dans la lumière du tube. Le phénomène d'excrétion d'hémoglobine, que nous avons observé chez les Batraciens à la fin de l'hibernation, se retrouve chez la Carpe : il est lié à cette excrétion lymphocytaire et il n'est pas rare de rencontrer, dans les lumières des tubes distaux où ils ont été rapidement entraînés, des amas de lymphocytes dont quelques-uns avaient phagocyté de l'hémoglobine. *Le rein des Poissons serait donc une voie d'issue non seulement pour les produits normaux de l'urine, mais aussi pour les éléments sanguins usés.*

Le segment à bâtonnets est formé de cellules hautes à noyau basal et de longs chondriocontes très minces remplissant les cellules de la base à l'apex. Les imprégnations mettent en évidence un système de Golgi apical, constitué de vacuoles imprégnées en position juxtanucléaire, coiffant le pôle apical des noyaux, et de filaments mitochondriaux

imprégnés sur un fond assez foncé. Entre ces cellules sont intercalés de nombreux lymphocytes, comme dans le premier segment.

Le tube collecteur s'établit par un passage graduel avec élévation de la hauteur des cellules, qui deviennent prismatiques et montrent un apex clair, tandis qu'une véritable gangue conjonctive vient renforcer la membrane basale. A mesure que la hauteur des cellules augmente, la zone de Golgi s'étire également en hauteur. Mais, entre ces cellules, sont venues s'intercaler des cellules caliciformes à mucus qui ressemblent beaucoup aux cellules muqueuses intestinales : comme dans ces dernières d'ailleurs, le mucus se forme aux dépens du vacuome juxtanucléaire de ces éléments. Enfin, entre ces cellules spécifiquement rénales, de nombreux lymphocytes viennent encore s'infiltrer et compliquer la structure du tube. Il est permis de se demander si les cellules non muqueuses du tube collecteur ne seraient pas homologues des cellules, granuleuses ou non, que nous avons décrites sous le nom de « cellules spéciales » chez les autres Vertébrés.

Le rein aglomérulaire des Lophobranches s'établit sur un type plus simple et ne comprend que deux segments : un premier segment à bordure en brosse, un deuxième segment sans bordure. Dans les deux segments, le chondriome est constitué par des bâtonnets basaux, tandis que les vacuoles et les produits dérivés du vacuome sont localisés dans la région supranucléaire.

CHAPITRE VII

L'APPAREIL EXCRÉTEUR CHEZ QUELQUES INVERTÉBRÉS

A titre de comparaison et afin de vérifier s'il était possible de généraliser les résultats acquis dans l'étude des Vertébrés, nous avons examiné l'appareil excréteur chez quelques types d'Invertébrés. Notre étude a porté sur la glande verte de l'Ecrevisse, le corps de Bojanus de la Limace rouge, le corps spongieux d'un Céphalopode : la Seiche, enfin le tube de Malpighi d'un Insecte : le Dytique. Ce dernier type d'appareil excréteur étant tout à fait aberrant, il était intéressant de voir si, malgré les particularités de son origine, on ne retrouverait pas, par l'étude cytologique et histophysiologique, des ressemblances de convergence capables de caractériser l'appareil excréteur indépendamment de ses origines embryonnaires. Ces recherches ayant déjà fait, de notre part, l'objet de notes et de publications antérieures, nous nous bornerons à donner ici un simple résumé des résultats auxquels nous sommes parvenu.

I. — LA GLANDE VERTE DE L'ÉCREVISSE

C'est MARCHAL qui, en 1892, a donné la description anatomique, aujourd'hui classique, de la glande verte de l'Ecrevisse. Elle comporte quatre parties principales : un saccule qui est l'extrémité proximale borgne du tube urinaire ; un premier segment de tube, appelé labyrinthe vert, forme le cortex de la glande ; c'est à l'intérieur de ses cellules que l'on trouve le pigment vert caractéristique de cet organe. Le labyrinthe vert se continue par un deuxième segment : le labyrinthe blanc incolore, médullaire, qui lui-même s'abouche à la vessie. De la vessie part un conduit qui vient déverser les produits d'excrétion à la base de l'antenne.

Depuis MARCHAL, plusieurs auteurs ont repris la question. Nous

citerons CUÉNOT (1894). EMEJANENKO (1912), FISCHER (1925). CHLOPIN (1927), GRABOWSKA (1930) et nous-même (1929). Dans le travail que nous avons publié en collaboration avec M. PARAT (1930), on trouvera l'exposé et la discussion des travaux de ces auteurs. Voici les résultats principaux que nous avons obtenus au niveau des différents segments.

Labyrinthe vert. — La cellule du labyrinthe vert (Fig. 67) est une cellule à bordure en brosse et à chondriocontes en bâtonnets. Les éléments du vacuome sont dispersés en un système vacuolaire et ne provoquent pas, par leur groupement en un point localisé et polarisé, une « zone de Golgi ». Il n'y a donc ni chondriome actif, nettement

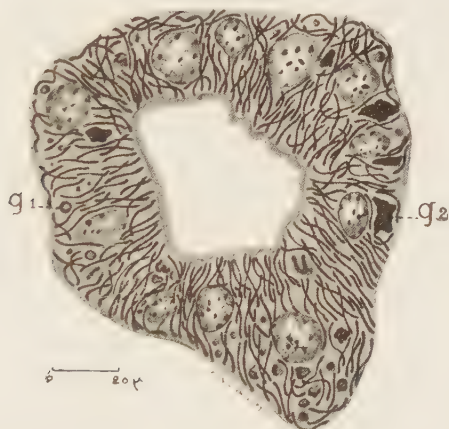


Figure 67. — Écrevisse. Labyrinthe vert. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

Les grains : g_1 et g_2 sont conservés, soit avec leur couleur propre, soit colorés par le bleu ou le rouge. Le chondriome est formé de longs chondriocontes flexueux.

différencié, ni lipides diffus ; tout au plus trouve-t-on, à l'interface vacuole-cytoplasme, une accumulation de lipides, en un « film » sans doute très mince, et quelques chondriocontes périvacuolaires. Le système vacuolaire de cette cellule subit une évolution, parcourt un cycle, qui est en étroite relation avec l'excrétion de substances figurées solides et imprégnées de pigment vert. Ce cycle peut se diviser en trois stades :

Stade I. — (Fig. 68, I) Le vacuome apparaît, au contact du noyau,

comme une couronne ou une demi-couronne de vacuoles petites et incolores, colorables par le rouge neutre et imprégnables par tous les agents métalliques sous la forme de dictyosomes. Le nombre de ces éléments est plus grand sur les flancs et au niveau du pôle basal du noyau. Quelques-unes de ces vacuoles montrent bientôt de minuscules précipités périphériques, de petits granules verts, leur centre restant incolore.



Figure 68. — Écrevisse. Cellules à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent.

- I. — Petits et moyens dictyosomes périnucléaires, souvent intimement accolés au noyau ; quelques filaments mitochondriaux sont imprégnés au contact des vacuoles.
- II. — Vacuoles imprégnées sous la forme de dictyosomes étoilés et rétractés le plus souvent dans une lacune claire. Les grains verts sont imprégnés sous la forme de corpuscules sphériques.
- III. — La cellule renferme de gros grains verts avec des figures d'imprégnations en anneaux festonnés. Réapparition de quelques petits dictyosomes juxtanucléaires.

Stade II. — (Fig. 68. II) Les vacuoles grossissent, se chargent de plus en plus de pigment, forment des grains verts, et quittent la région périnucléaire pour se disperser progressivement vers la base et les flancs de la cellule. Il existe encore quelques éléments incolores au contact de la membrane nucléaire, mais ils sont plutôt rares. Ces éléments totalement incolores, les éléments incolores à petits granules verts, les jeunes grains verts sont tous colorables par le rouge neutre et imprégnables par tous les agents métalliques.

Stade III. — (Fig. 68. III) Tous, ou à peu près tous les éléments périnucléaires se sont transformés en grains verts et se sont dispersés. Les grains verts sont donc à peu près, à ce stade, les seuls représentants du vacuome. Ils sont colorables par le rouge neutre et imprégnables par les agents métalliques. Accumulés à la base de la cellule,

sur ses flancs, quelquefois même à l'apex, ils sont excrétés, soit individuellement, soit en groupes, dans la lumière.

Les éléments du vacuome sont donc : des vacuoles incolores sur le vivant, des vacuoles incolores à petits granules verts, des grains verts, tous colorables par le rouge neutre. Ces trois catégories d'éléments sont, en outre, imprégnables par les agents métalliques, qu'il s'agisse de l'argent ou de l'osmium, sous forme de dictyosomes plus ou moins réguliers ou compliqués. Ils répondent donc bien à la définition donnée par PARAT (1928) et représentent, par conséquent, les corps de Golgi de la cellule du labyrinthe vert.

Labyrinthe blanc. — Les techniques d'imprégnations métalliques mettent en évidence, dans toutes les cellules du labyrinthe blanc (Fig. 69), un système golgien qui coïncide exactement par ses loca-

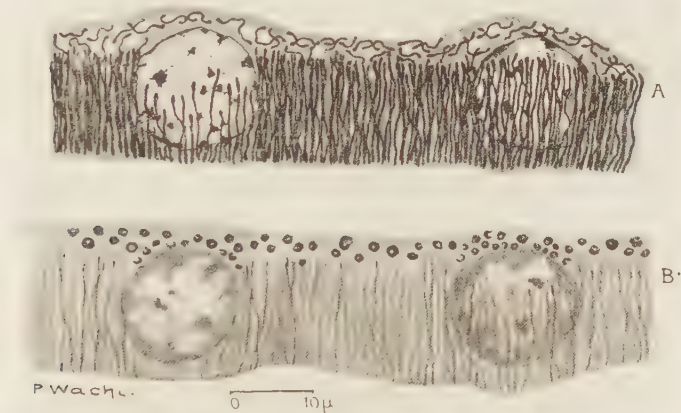


Figure 69. — Écrevisse. Cellules du feuillet pariétal du labyrinthe blanc. (Figure extraite des *Archives d'Anatomie microscopique*, t. XXVI, page 400.)

- A. — Benoît (B. O. S. U.) -Volkonsky. — Chondriome basal en bâtonnets raides ; chondriome apical serpentant entre des vacuoles claires.
 B. — Imprégnation à l'argent (da Fano). — Vacuoles imprégnées sous la forme de dictyosomes apicaux.

lisations, par les variations de taille et de nombre de ses éléments, par ses rapports topographiques, avec le système vacuolaire. Il est essentiellement constitué d'éléments isolés, mais toujours supranucléaires dans l'ensemble, en rapport étroit avec un chondriome apical

auquel ces éléments imposent une orientation particulière. Les variations en taille et en nombre semblent se trouver en relation intime avec l'activité générale de la cellule (Fig. 70) : il existe vraisemblablement, comme dans le labyrinthe vert, un cycle allant du petit dictyosome au grain volumineux. Les phases de ce cycle sont cependant moins marquées que dans le cortex du rein antennaire et l'expérimentation physiologique paraît nécessaire pour en préciser le déterminisme et le rôle.

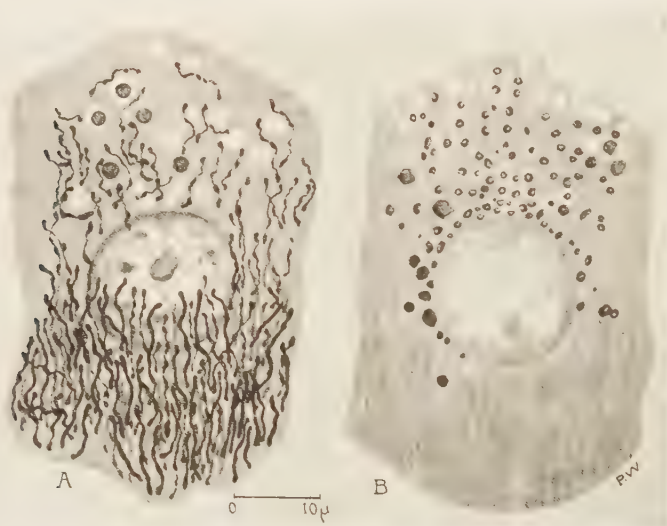


Figure 70. — Écrevisse. Cellules du feuillet viscéral du labyrinthe blanc. — (Figure extraite des *Archives d'Anatomie microscopique*, t. XXVI, page 401).

- A. — Imprégnation à l'argent (Cajal-alcool). — Chondriome basal en grands filaments ; chondriome apical serpentant entre les vacuoles et les grains partiellement imprégnés. Ces éléments sont en tous cas volumineux.
- B. — Imprégnation à l'argent (Cajal). — Dictyosomes de type petit, nombreux, surtout supranucléaires ; parmi eux, quelques éléments plus volumineux gagnent les flancs ou le bas de la cellule.

Il y a lieu de remarquer que, contrairement à ce qui se passe dans le labyrinthe vert, nous avons ici une ébauche de zone de Golgi avec un vacuome assez bien polarisé et du chondriome périvacuolaire. Nous n'avons pu cependant, avec les techniques de détection des lipides, déceler une accumulation nette de lipides diffus ; au demeurant, bien que polarisé, le vacuome ne présente pas, à vrai dire, un groupement compact, caractéristique d'une telle zone.

Sacculé. — (Fig. 71) Les cellules du sacculé montrent une évolution excrétrice très nette au cours de laquelle de petites vacuoles périnucléaires, en contact intime avec le noyau d'une part, avec un feutrage chondriosomique assez important d'autre part, condensent

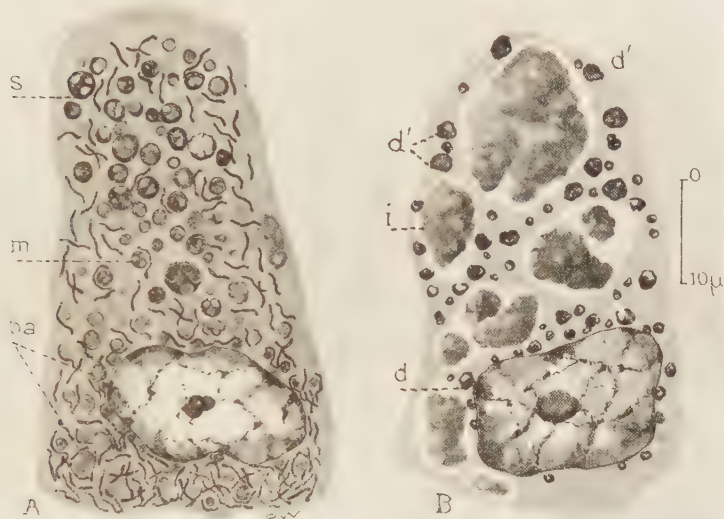


Figure 71. — Ecrevisse. Cellules du sacculé. — (Figure extraite des *Archives d'Anatomie microscopique*, t. XXVI, page 410.)

A. — Benoit (B. O. S. U.) -Volkonsky. — *ba*. : jeunes vacuoles basales et périnucléaires avec feutrage de chondriocontes filamenteux; *m*. : inclusions de la région moyenne, basophiles; *s*. : inclusions du sommet, complexes, avec substance périphérique fuchsinophile et centre lacunaire et basophile. Stade I.

B. — Imprégnation à l'argent (da Fano). — *d*. : jeunes dictyosomes basaux et périnucléaires, d'aspect classique; *d'*. : dictyosomes plus complexes (comparer avec *s*. de la figure A); *i*. : inclusions rétractées dans des lacunes claires. Stade II.

progressivement un ou plusieurs produits d'excrétion. Ces vacuoles grossissent, quittent la région nucléaire et montent dans la cellule où elles se transforment peu à peu en enclaves volumineuses et complexes. Ces enclaves tendent à se réunir, à fusionner en vésicules d'excrétion qui sont vraisemblablement rejetées dans la lumière. Ces vacuoles ont même taille, même localisation, même évolution que les dictyosomes de Golgi : leur homologation ne peut faire de doute.

Vessie. — Nous avons trouvé, dans le revêtement de la vessie, des cellules sans cuticule, pourvues d'un chondriome en bâtonnets à la

base et de chondriocontes courts, mais filamenteux, au sommet. Nous avons vu le vacuome localisé au sommet des cellules, dans une position assez analogue à celle qu'il présente dans les éléments moyens du labyrinthe blanc. Les imprégnations métalliques nous ont donné des dictyosomes qui coïncident exactement comme localisation avec les vacuoles vues sur le frais.

Conclusions. — Le rein antennaire de l'Ecrevisse est un objet de choix pour la démonstration des homologues du vacuome et du soi-disant « appareil de Golgi. » à condition, bien entendu, que l'on tienne compte de l'évolution du vacuome au cours du fonctionnement cellulaire. Que ce soit au niveau du labyrinthe vert, du labyrinthe blanc, ou du saccule, l'évolution vacuolaire est à peu près la même : de petites vacuoles naissent au contact du noyau, soit, de préférence, au-dessus de lui (labyrinthe blanc), soit au-dessous et sur les flancs (labyrinthe vert), soit sur tout son pourtour (saccule). La constance du rapport vacuole-noyau suggère l'idée de l'influence de ce dernier sur la formation du vacuome. Le rapport du vacuome avec certains éléments du chondriome (chondriome périvacuolaire) est frappant aussi, surtout dans le labyrinthe blanc et le saccule. Il est probable que ce couplage a une importance physico-chimique et, partant, physiologique considérable ; il est, par exemple, possible que le pigment vert du labyrinthe cortical résulte de l'action oxydo-réductrice du couple chondriome-vacuome sur une substance incolore arrivant à l'état diffus dans les cellules. Au surplus, la coloration des vacuoles par les colorants basiques, et plus spécialement par le rouge neutre, est absolument parallèle, dans son mécanisme, à celle qui se produit naturellement avec le pigment vert. En même temps que se manifeste ce phénomène, les vacuoles grossissent et tendent à quitter leur lieu d'origine pour se disperser : soit vers le bas et sur les côtés de la cellule (labyrinthe vert), soit vers le haut et sur ses flancs (labyrinthe blanc et saccule). Toutes ces vacuoles, ou presque toutes, se transforment progressivement en inclusions (grains verts, grains du labyrinthe blanc, boules du saccule) qui sont excrétées soit individuellement, soit par groupes (vésicules d'excrétion) ; après quoi, le cycle recommence.

Il résulte de ce qui précède que l'aspect de la cellule varie dans la glande verte avec le moment physiologique auquel on l'a prise. Ces précautions respectées, le rein antennaire est, surtout grâce au

labyrinthe vert, un objet de choix pour vérifier l'identité du vacuome et du soi-disant « appareil de Golgi ». C'est que le vacuome se trouve naturellement coloré par un pigment et qu'il ne forme jamais de groupe compact. Il n'entraîne donc pas de formation d'une zone de Golgi avec ses trois éléments typiques : vacuoles, chondriome actif, et lipides diffus. Il existe bien, nous l'avons vu, surtout dans le labyrinthe blanc et le saccule, un chondriome périvacuolaire ; mais ses réactions ne sont pas différentes de celles du chondriome en général. L'imprégnation par les agents métalliques (argent ou osmium) est donc à peu près toujours purement vacuolaire, les dictyosomes ainsi mis en évidence n'étant pas autre chose que le vacuome.

II. — LE CORPS DE BOJANUS DE LA LIMACE ROUGE

De nombreux auteurs ont étudié la constitution et le fonctionnement du corps de Bojanus des Pulmonés. Parmi les plus récents, TURCHINI, dans un important mémoire (1923), a établi la constitution cytoplasmique des cellules qui tapissent l'intérieur de cet organe. Ce sont des cellules prismatiques présentant un cytoplasme basal, une grosse vacuole apicale, et terminées par une fine bordure en brosse. Le chondriome est formé de bâtonnets courts et de chondriosomes flexueux : le cytoplasme contient des grains dont certains de nature purique : la grosse vacuole apicale renferme une concrétion volumineuse riche en acide urique. Le corps de Bojanus se continue par un uretère comprenant deux parties : l'uretère primaire longeant le rein proprement dit, et une portion terminale, l'uretère secondaire, longeant le rectum.

Nous avons repris l'étude cytologique de ces éléments, très différents en apparence des cellules rénales des Vertébrés, en vue de préciser les rapports des divers constituants : chondriome, vacuome, produits de sécrétion. Voici les résultats que nous avons obtenus au niveau des cellules excrétrices du corps de Bojanus.

La technique de Dietrich-Parat-Volkonsky nous montre un épithélium rénal formé de cellules prismatiques à noyau basal. Tout l'apex des cellules est occupé par une volumineuse vacuole contenant une grosse concrétion (Fig. 72, *l'a., C.*). Tout à fait à la base de la cellule et sous le noyau, on observe des chondriocontes en bâtonnets

courts et épais, mais très serrés, en forme de véritable palissade (Fig. 72, *c. b.*) ; on observe également une autre catégorie de chondriocontes, mais plus flexueux, répartis dans tout ce qui reste de cytoplasme péri et supranucléaire (Fig. 72. *c.*). Le plus souvent, ces

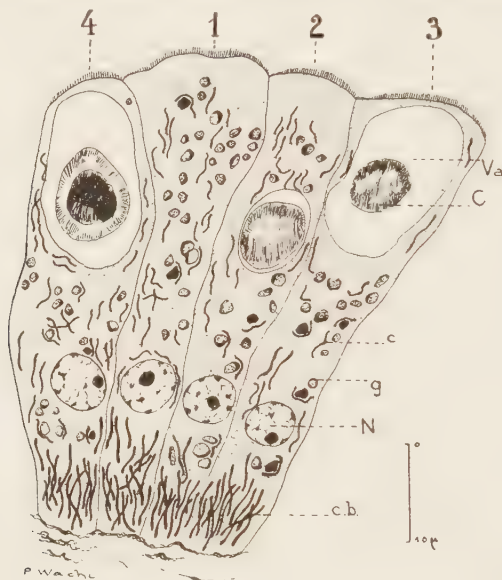


Figure 72. — Limace. Cellules du corps de Bojanus. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

La figure montre quatre stades successifs dans la formation de la vésicule apicale.

Cellule 1. — Les produits de sécrétion s'accumulent à l'apex de la cellule.

Cellule 2. — Vésicule et concrétions formées par le fusionnement des vacuoles et des grains.

Cellule 3. — Gonflement de la vésicule apicale par apport de nouvelles vacuoles.

Cellule 4. — Accroissement de la concrétion par dépôt concentrique.

N. : noyau ; *V.a.* : vésicule apicale ; *C.* : concrétion ; *g.* : grain de sécrétion ; *c.* : chondriosomes sinueux ; *c.b.* : chondriosome basal en bâtonnets.

chondriocontes flexueux sont intimement accolés à des grains, fuchsiophiles ou non, qui donnent parfaitement l'aspect des grains à coque décrits par TURCHINI.

Les imprégnations à l'argent mettent en évidence des corpuscules dont l'aspect correspond exactement aux vacuoles et aux grains décrits par TURCHINI et qui sont visibles dans nos préparations mitochondriales. Il ne saurait être question, pour ces grains imprégnés, d'une formation localisée, car ils sont, tout comme les chondriocontes flexueux, répandus dans l'ensemble du cytoplasme. Certains de ces grains sont imprégnés *in toto* (Fig. 73. *v.*) ; d'autres présentent seule-

ment des croissants ou des précipités marginaux noirs. Il s'agit là nettement de vacuoles imprégnées à des concentrations variées (Fig. 73, *g.*). Les grosses concrétions apicales peuvent parfois noircir

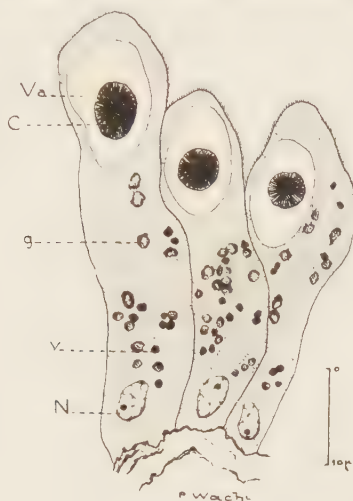


Figure 73. — Limace. Cellules du corps de Bojanus. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

La figure montre l'imprégnation des vacuoles et des grains déjà visibles sur la figure 72. N. : noyau ; V.a. : vésicule apicale ; C. : concrétion ; v. : vacuoles totalement imprégnées ; g. : grains partiellement imprégnés.

en entier ; mais, le plus souvent, elles ne sont que fortement brunies, ce qui n'a rien de surprenant, eu égard à leur nature solide (Fig. 73, C.).

Les images que nous avons obtenues de l'uretère primaire nous montrent un tube formé de cellules cubiques à noyau souvent très apical. Tout le cytoplasme est absolument rempli de longs chondriocentes rectilignes, allant de la base à l'apex, et rappelant tout à fait les bâtonnets du segment intermédiaire des Batraciens. Les techniques d'imprégnation à l'argent nous ont permis de mettre en évidence, au sommet des formations mitochondriales, c'est-à-dire tout à fait contre la membrane apicale des cellules, de petites granulations qui s'imprègnent uniformément en noir et qui correspondent très probablement au vacuome de ces éléments. Très souvent, au surplus, le chondriome en bâtonnets participe, en tout ou en partie, à l'imprégnation, et les filaments apparaissent en gris plus ou moins foncé.

TURCHINI a prouvé, par des réactions sûres, que les concrétions

apicales contenaient une forte proportion d'acide urique pur. Ce résultat une fois acquis, nous avons pu nous borner à employer la technique de Ciaccio : les résultats sont positifs dans les cellules excrétrices du corps de Bojanus, non seulement au niveau des concrétions, mais sur les grains et les vacuoles cytoplasmiques déjà mis en évidence par les autres techniques.

Conclusions. — Si l'on admet que le rein des Limaces ne comprend pas seulement le corps de Bojanus proprement dit, mais aussi l'uretère primaire, on constate que l'on retrouve chez ces animaux les deux segments fondamentaux que nous avons trouvés chez la plupart des espèces étudiées : 1° un segment à bordure en brosse présentant souvent des phénomènes indubitables de sécrétions : 2° un segment caractérisé par un développement des formations mitochondriales en bâtonnets et présentant fréquemment une antépulsion nucléaire marquée. Entre ces cellules du corps de Bojanus et celles du premier segment urinaire chez les Vertébrés, la différence fondamentale est qu'ici les produits concentrés par les vacuoles ne sont pas directement excrétés, mais que, par suite d'une rétention d'eau, ces vacuoles confluent pour former la grande vésicule apicale. Beaucoup des produits en solution dans les vésicules précipitent alors pour former une concrétion cristalline qui grossit peu à peu. Enfin, lorsque la vésicule se distend à l'excès, elle éclate et son contenu est excrété.

III. — LE CORPS SPONGIEUX DE LA SEICHE

Le corps spongieux de la Seiche a été étudié par MAYER et RATHERY (1907) du double point de vue histologique et histophysiologique. Les corps spongieux sont appendus aux gros troncs veineux qui se rendent aux branchies ; ce sont des dépendances mêmes des veines, que tapissent extérieurement les parois du sac rénal et qui flottent dans ce dernier. MAYER et RATHERY ont montré que l'épithélium qui tapisse la paroi des corps spongieux était constitué de cellules à cuticule striée qui renferment elles-mêmes différentes sortes de granulations. La valeur des résultats physiologiques de leurs expériences est contestable : ils n'ont pas fait acception, dans leurs analyses chimiques, du contenu du sac rénal ni de la présence constante, chez ces animaux, de Dicyémides. Or, il est indispensable de tenir compte du métabolisme de ces animaux, que NOUVEL a récemment mis en lumière

(1933), si l'on veut obtenir des résultats physiologiques valables pour la sécrétion rénale de l'hôte.

Nous avons repris, avec la collaboration de NOUVEL (1931), l'étude cytologique des cellules du corps spongieux de la Seiche en y appliquant la méthode des techniques convergentes.

La coloration vitale au rouge neutre (Fig. 74. 1) met en évidence un système de vacuoles dont on trouve le plus grand nombre dans la région supranucléaire. Toutefois, certaines d'entre elles descendent sur les flancs du noyau. Les vacuoles les plus rapprochées du noyau (Fig. 74. *a.*) sont assez volumineuses : elles se colorent les premières et prennent une teinte rose diffuse. A l'apex de la cellule, on distingue des grains relativement petits et abondants (Fig. 74. *c.*) ; ils ne se colorent qu'après une action prolongée du rouge neutre. Entre ces deux formations, on trouve de nombreux grains avec des précipités marginaux rouges en forme de granulations ou de croissants plus ou moins fermés (Fig. 74. *b.*). A mesure que l'examen se prolonge, le contenu même de ces dernières vacuoles prend une teinte rose diffuse.

La technique mitochondriale qui nous a donné les meilleurs résultats est celle de Benoît (B. O. S. U.)-Volkonsky (Fig. 74. 2 et 3). Le noyau est gros et ovoïde : il possède un gros nucléole plasmatique et peu de chromatine. La cellule est limitée du côté du sac rénal par une belle bordure en brosse pourvue de corpuscules basaux. Le chondriome est formé de chondriocontes fins et flexueux qui montent le long des flancs du noyau. Dans la région supranucléaire, les chondriosomes sont plus courts et forment un lacs entre les granulations, dont les plus grosses sont rouges et les plus petites bleuâtres. L'ensemble des granulations est supranucléaire ; mais certaines peuvent descendre vers l'équateur du noyau. Dans certaines cellules, il est possible d'observer des grains de taille très différente (Fig. 74. 2) : les plus gros se tiennent au voisinage du noyau et présentent une coloration rouge uniforme ; d'autres ont parfois une teinte plus terne et sont, en ce cas, bordés de granules, d'un croissant ou d'un anneau plus colorés. Au sommet de la cellule, les grains sont plus petits et violacés. Dans une deuxième catégorie, nous rangerons des cellules qui ne contiennent que des grains colorés en totalité et de taille très peu différente ; quelques grains sont encore entourés d'un croissant plus coloré (Fig. 74. 3).

Les imprégnations à l'argent (Fig. 74. 4 et 5) ont montré, dans la



Figure 74. Seiche. Cellules du corps spongieux.

Coloration vitale au rouge neutre. — *a.* : vacuoles supranucléaires prenant rapidement une teinte rose diffuse ; *b.* : grains avec croissants et précipités marginaux rouges ; *c.* : petits grains apicaux ne se colorant qu'après une action prolongée du rouge neutre.

2 et 3. Benoit (B. O. S. U.) -Volkonsky. — La cellule 2 représente une cellule à fonctionnement continu et sans accumulation de produits sous forme de gros grains (cas de la cellule 3).

4 et 5. Impregnation à l'argent (Cajal). — La cellule 4 correspond à la cellule 2 ; on distingue les dictyosomes imprégnés et leur aréole de rétraction. Quelques mitochondries de la zone des vacuoles ont été imprégnées. La cellule 5 est du type de la cellule 3 ; les gros grains accumulés ne sont en général que partiellement imprégnés et présentent des croissants ou des précipités marginaux noirs : quelques mitochondries ont également pris l'argent.

majorité des cas, des nodosités irrégulières, des dictyosomes dont la périphérie est généralement plus foncée que le centre, et qui ont ainsi l'aspect de grains à coque. Il apparaît fréquemment, autour de ces grains ou d'un côté seulement, une zone plus claire : en ce cas, le contenu vacuolaire rétracté a été imprégné tandis que la cavité de la vacuole demeure claire. Les dictyosomes sont souvent anastomosés et forment ainsi des réseaux courts et épais ; ou encore, ils affectent une forme de fuseaux due à ce qu'une partie du contenu vacuolaire a fusé dans le protoplasme. On peut obtenir, en certains cas, entre les dictyosomes, l'imprégnation de filaments nettement indépendants, parfois accolés cependant à une vacuole claire : il s'agit de l'imprégnation de chondriosomes de la zone de Golgi.

Nous distinguerons deux types assez différents d'imprégnations. Dans un premier type, les dictyosomes sont de taille irrégulière, mais jamais très volumineux (Fig. 74, 4) : ils sont imprégnés en totalité, plus ou moins déformés, et entourés d'une aréole qui montre leur rétraction. Vers le sommet de la cellule, les grains sont plus petits et toujours plus difficiles à imprégner. Dans un second type (Fig. 74, 5), les grains sont en majorité très gros : les plus volumineux ne s'imprégnent pas en totalité mais présentent des croissants ou des grains marginaux imprégnés de formes variées. On ne voit pas de petits grains vers le sommet de ces cellules.

Conclusions. — 1^o Les images obtenues par les techniques convergentes sont superposables. Les vacuoles colorables par le rouge neutre correspondent aux grains obtenus par fixation au Benoît, et aux dictyosomes imprégnés par l'argent.

2^o Les deux types de cellules que nous avons rencontrés correspondent à deux états de fonctionnement de la cellule rénale. Dans un premier type, il n'y a pas accumulation de produits ; la cellule est en état de fonctionnement continu. Dans les cellules du deuxième type, la formation de très gros grains s'accumulant même au voisinage du noyau correspond très probablement à un ralentissement, ou même à un arrêt, de l'excrétion.

IV. — LE TUBE DE MALPIGHI DU DYTIQUE

Plusieurs auteurs, dont on trouvera la liste dans le travail d'HOSSELET (1931), ont récemment étudié le tube de Malpighi chez diverses

espèces d'Insectes ; en revanche, aucun de ces récents travaux ne traite des Coléoptères. Les auteurs qui ont examiné le tube de Malpighi du Dytique sont antérieurs à 1911 ; la liste s'en trouve dans le mémoire de RUNCIN (1911). La description histologique, chez tous ces auteurs, est assez sommaire. Les tubes de Malpighi, dont une des extrémités est borgne, débouchent entre l'intestin moyen et l'intestin terminal. On peut y distinguer deux segments : le segment distal (à extrémité borgne), le plus long, formé de cellules très larges, à gros noyau, et bourrées de grains, apparaît sur le vivant en gris plus ou moins foncé ; — le segment proximal, très court, formé de cellules beaucoup moins larges et bien plus nombreuses en coupe transversale, possède moins de grains et apparaît en blanc sur le vivant.



Figure 75. — Dytique. Partie distale grise du tube de Malpighi. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

N. : noyau ; c.b. : chondriome basal en courts bâtonnets ; g. : grains de sécrétion bruns.

Nous avons, avec la collaboration de S. ARGESSEANU (1934), repris l'étude du tube de Malpighi chez le Dytique en y appliquant des méthodes techniques convergentes. Nous relatons les résultats obtenus au niveau du tube distal : nous indiquerons ensuite les quelques différences qui caractérisent le tube proximal.

L'épithélium du segment distal se caractérise par des cellules beaucoup plus larges que hautes (trois ou quatre seulement en coupe transversale) ; elles possèdent un gros noyau central dont la chromatine est entièrement représentée par une multitude de petites masses arrondies. Le noyau possède un ou deux gros nucléoles plasmatiques. Les cellules sont limitées du côté de la lumière par une bordure en

brosse très développée et reposent sur une basale. L'appareil mitochondrial comprend deux catégories de formations : d'une part, des chondriocotes en bâtonnets courts garnissant toute la membrane basale et orientés vers la lumière du tube (Fig. 75, *c. b.*), de manière à former un feutrage épais ; d'autre part, de minces chondriocotes sinueux répartis dans tout le reste du cytoplasme. Enfin, la plupart des cellules sont bourrées de grains (Fig. 75, *g.*) qui ont, en général, conservé leur coloration brune naturelle. Ils forment une masse qui coiffe le noyau et descend sur ses côtés. Entre ces grains s'insinuent les chondriocotes flexueux.

Les tubes examinés sur le vivant et sans coloration montrent facilement leurs gros noyaux réfringents et surtout leurs grains bruns ; l'addition de rouge neutre ne fait que colorer électivement les grains bruns. La plupart deviennent ainsi uniformément rouges ; quelques-uns, les plus apicaux, présentent parfois des croissants ou des précipités marginaux rouges sur fond brun. Les grains bruns représentent donc bien le vacuome de ces cellules, vacuome qui, eu égard à sa nature semi-solide et à sa couleur propre, est conservé et visible quelle que soit la technique employée.

Les imprégnations métalliques, aussi bien à l'argent qu'à l'osmium, nous montrent ces mêmes grains électivement noircis *in toto*. Le tube de Malpighi du Dytique constitue un cas type d'identité *absolue* entre le vacuome colorable au rouge neutre et les corpuscules imprégnables par l'argent ou l'osmium.

Les diverses réactions des lipides ne sont positives qu'au niveau du chondriome, avec une intensité maxima au niveau des chondriocotes basaux en bâtonnets. Les grains, au contraire, donnent des réactions positives pour les corps puriques.

A mesure que l'on se rapproche de l'extrémité intestinale des tubes de Malpighi, on rencontre de moins en moins de grains bruns. En même temps, tout en conservant leur bordure en brosse bien développée, les cellules changent complètement d'aspect (Fig. 76) : elles diminuent notablement en largeur et se trouvent bien plus nombreuses en coupe transversale (10 à 15 environ). Comme leur hauteur est restée sensiblement la même, elles apparaissent prismatiques. Le noyau, plus petit, lui aussi, et sphérique, est médian. La différence entre les deux catégories de chondriomes s'est atténuée. Tout le cytoplasme est rempli de longs chondriocotes fins et droits orientés de la base vers l'apex des cellules ; il n'y a plus de grains bruns, mais,

dans la région supranucléaire, les techniques mitochondriales conservent quelques grains fuchsinophiles (Fig. 76. g.). La coloration

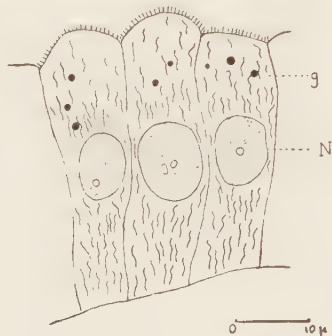


Figure 76. — Dytique. Partie proximale blanche du tube de Malpighi. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

Il n'y a plus de chondriome basal à différenciation spéciale et il ne reste que peu de grains.
N. : noyau ; g. : grains fuchsinophiles.

vitale au rouge neutre nous révèle un système de vacuoles (Fig. 77, v.) coiffant le noyau, dont les grains fuchsinophiles précités représentent

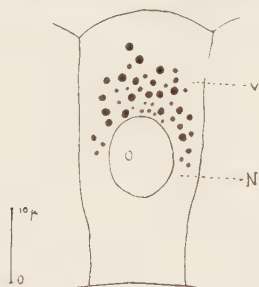


Figure 77. — Dytique. Partie proximale blanche du tube de Malpighi.

La figure correspond aussi bien à la coloration vitale au rouge neutre qu'à l'imprégnation à l'argent (da Fano). N. : noyau ; v. : vacuoles.

les plus évolués. Les images des imprégnations à l'argent sont encore, pour ce segment, parfaitement superposables à celles des colorations vitales : le vacuome seul est électivement imprégné (Fig. 77, v.).

Conclusions. — En fait, le tube de Malpighi ne possède pas de segments à différences morphologiques bien accusées, car tous les intermédiaires existent entre les images de tubes distaux bourrés de

grains et les tubes proximaux à cellules prismatiques. Il s'agit, d'ailleurs, d'une seule catégorie de cellules, que caractérise la présence constante de la bordure en brosse. Les constituants cytoplasmiques sont au nombre de deux : 1^o un chondriome filamenteux riche en lipides, qui présente dans le segment distal une différenciation en bâtonnets le long de la membrane basale : 2^o un vacuome dont la coloration propre et la consistance rendent facile la conservation au niveau du segment distal. Ce vacuome, parfaitement colorable au rouge neutre, s'imprègne électivement à l'argent et à l'osmium. Il sert d'ailleurs de véhicule aux produits d'excrétion azotés tels que les corps puriques.

CHAPITRE VIII

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

I. — VERTÉBRÉS A REINS GLOMÉRULAIRES

En terminant cette étude du rein dans la série animale, on peut se demander d'abord s'il est possible d'établir un type de structure du tube urinaire commun à tous les Vertébrés dont les reins possèdent un glomérule. En fait, au cours de la description, nous avons reconnu les nombreux caractères qui impriment à chaque groupe sa physiologie propre. Il existe cependant entre eux de nombreux points communs tant du point de vue anatomie microscopique que du point de vue cytologique. Si l'on met tout de suite à part le cas des reins aglomérulaires, qui constituent quelque chose de tout à fait spécial, il semble que l'on soit autorisé à dresser une sorte de tableau d'ensemble du tube urinaire chez les Vertébrés.

Le tube urinaire débute par un corpuscule de Malpighi comprenant un glomérule entouré d'une capsule de Bowmann. Le glomérule est plus ou moins développé suivant les groupes. Il est constitué d'un peloton vasculaire formé de capillaires anastomosés qui offrent une forte capacité filtrante et qui, très certainement, sont aussi un organe pulsatile chez les Mammifères, comme l'ont montré LAMY, MAYER et RATHERY (1906). Cependant, chez les Oiseaux et les Reptiles, il se réduit à un noyau conjonctif central plein, autour duquel le capillaire sanguin décrit de simples sinuosités. Chez les Batraciens, le glomérule est formé d'un peloton vasculaire simple, sans anastomoses ; mais le noyau conjonctif est réduit à des travées très minces.

Le corpuscule de Malpighi est fréquemment suivi d'un collet dont les cellules portent de longs cils qui battent dans la lumière du tube ; ce collet manque toutefois chez les Mammifères, les Poissons et certains Batraciens.

Le segment fondamental du rein des Vertébrés est le tube à bordure en brosse. On trouve tous les intermédiaires entre une bordure vrai-

ment ciliée et une simple cuticule striée, le type moyen étant fourni par la bordure en brosse des Batraciens. L'appareil mitochondrial est toujours développé sous forme de longs filaments, qui acquièrent, chez les Mammifères, une rigidité caractéristique : ce sont les bâtonnets de Heidenhain. Les cellules possèdent une zone de Golgi généralement supranucléaire, mais qui descend souvent sur les flancs des noyaux. La zone de Golgi comprend toujours les vacuoles dont les produits s'étagent au-dessus d'elle dans l'apex des cellules. Dans certains groupes, Reptiles et Oiseaux en particulier, ces produits sont de nature telle qu'ils sont conservés par les fixateurs et qu'ils forment des grains figurés, dont l'excrétion est visible dans la lumière du tube. Chez ces mêmes animaux, ils donnent les réactions des corps puriques et de l'acide urique. Nous avons mis en évidence des inclusions graisseuses dans les cellules du tube à bordure en brosse chez les Mammifères (Chien et Chat), les Oiseaux et les Reptiles. Leur mode de formation diffère suivant le cas envisagé.

Le tube à bordure en brosse est généralement suivi d'un tube grêle qui offre les caractères d'un segment de transition. Il manque cependant chez les Poissons, tandis qu'il est particulièrement développé chez les Reptiles : ici, il possède des éléments ciliés analogues aux cellules du collet. On peut trouver aussi de tels éléments dans les tubes grêles de certains Batraciens. Les constituants cytologiques, chondriome et vacuome, ne possèdent un certain développement que dans les éléments ciliés ; ils y sont d'ailleurs apicaux.

La pièce intermédiaire qui succède au tube grêle comprend :

1^o Un premier segment que caractérise un chondriome développé en filaments raides : les bâtonnets de Heidenhain. Toutefois, il se distingue facilement du tube à bordure en brosse par l'absence de différenciation apicale et par l'antépulsion fréquente des noyaux. Il est représenté chez tous les groupes de Vertébrés, sauf chez les Ophidiens, où il est remplacé par un segment muqueux. La zone de Golgi des cellules à bâtonnets est toujours très apicale.

2^o Chez les Mammifères, les Oiseaux et les Lacertiliens, le segment à bâtonnets, médullaire et rectiligne, est suivi d'un segment intermédiaire, contourné et cortical (segment de Schweigger-Seidel des Mammifères), qui fait la transition entre la structure du segment à bâtonnets et celle du tube collecteur. Il se caractérise par la présence de deux sortes de cellules : les unes, cellules du revêtement propre du tube, qui deviennent peu à peu muqueuses chez les Oiseaux ; les

autres, pourvues de propriétés particulières, dont l'une, l'argento-philie de leur cytoplasme, a été mise en lumière par OKKELS. Ces dernières, que nous avons appelées « *cellules spéciales* », présentent un développement important de leur apex, où se trouve concentré le chondriome, les vacuoles étant accolées au pôle apical des noyaux. Chez les Reptiles, le segment intermédiaire est remplacé, en tout ou en partie, par un segment muqueux : dans ce segment vient s'intercaler, chez le mâle, un segment sexuel qui n'est qu'une annexe de l'appareil génital. Chez les Ophidiens, il n'y a pas de cellules spéciales, tandis qu'on en trouve chez les Lacertiliens. Chez les Batraciens et les Poissons, ce segment de transition n'existe pas : on passe directement du tube à bâtonnets au tube collecteur.

Le tube collecteur se caractérise, lui aussi, par la présence de deux catégories de cellules dont les premières sont les éléments de revêtement de la paroi du tube : leurs constituants cytoplasmiques sont plus ou moins différenciés (Mammifères et Batraciens). Chez les Oiseaux et les Reptiles, les cellules de revêtement sont devenues des cellules muqueuses. L'autre catégorie de cellules est représentée par les cellules spéciales des Mammifères, comparables à celles du segment intermédiaire, par les cellules bordantes des Batraciens, avec leur canalicule intracellulaire et leur appareil mitochondrial bien développé, par les cellules granuleuses des Oiseaux (sans doute aussi des Lacertiliens), avec leur mode de sécrétion particulier. Chez les Poissons, le tube collecteur présente aussi deux catégories de cellules : mais ici, ce sont plutôt les cellules normales de revêtement (qui dérivent d'ailleurs directement des cellules à bâtonnets) qui présentent les caractères cytoplasmiques des cellules spéciales, tandis que les cellules intercalaires sont des cellules caliciformes à mucus, du type des cellules muqueuses de l'intestin.

Le tube urinaire des Vertébrés apparaît donc constitué des éléments fondamentaux suivants : un corpuscule de Malpighi, un tube à bordure en brosse présentant des figures histologiques de sécrétion, une pièce intermédiaire dont une partie au moins offre la structure en bâtonnets, et un système collecteur. Le dernier ou les deux derniers segments présentent deux catégories de cellules ; les cellules de la seconde possèdent un ensemble de constituants différenciés dans la région apicale. Ces différents segments peuvent être séparés, ou non, par des segments de transition à fonctions généralement motrices : le collet cilié et le tube grêle.

Notons, d'autre part, la tendance des derniers segments du tube urinaire à présenter la sécrétion muqueuse ; seuls les reins des Mammifères et ceux des Batraciens ne présentent pas cette sécrétion. La sécrétion muqueuse, là où elle existe, résulte au surplus de l'activité du vacuome.

Chez les Batraciens enfin, nous avons observé d'importants phénomènes de rénovation rénale qui apparaissent comme la liquidation des états de crise de l'organisme, tels que la crise larvaire et le réveil printanier après l'hibernation. L'ensemble de ces phénomènes semble être le produit d'une lésion glomérulaire ayant pour conséquence, au niveau du glomérule, une filtration de protides que suit une résorption de ces mêmes protides au niveau du tube à bordure en brosse ; le tout aboutissant à un blocage du rein. C'est ce blocage de l'appareil rénal qui entraînerait alors sa dégénérescence.

Le tube urinaire des Poissons est toujours le siège d'un envahissement leucocytaire important, en relation avec la structure même de l'organe. Chez les Batraciens et les Reptiles, nous avons pu observer incidemment des pénétrations leucocytaires dans les tubes rénaux ; mais, hors le cas de dégénérescence étudié plus haut, elles restent, en général, peu importantes et très localisées.

L'appareil urinaire possède chez les Vertébrés inférieurs, en plus de ses propriétés normales, celle d'éliminer les éléments usés du sang : cette élimination, permanente chez les Poissons, n'intervient chez les Batraciens qu'aux époques de crises annuelles, au moment du réveil printanier. Chez les Vertébrés supérieurs, dont l'appareil rénal est plus spécialisé, cette propriété primitive s'est entièrement perdue.

II. — LOPHOBRANCHES ET INVERTÉBRÉS

Que subsiste-t-il, chez les animaux à reins aglomérulaires (Lophobranches et Invertébrés), du type général de structure que nous venons de décrire chez les Vertébrés ?

Le tube à bordure en brosse y est toujours représenté ; c'est le tube à bordure en brosse des Lophobranches, le labyrinthe vert de l'Ecrevisse, le corps de Bojanus de la Limace, le corps spongieux de la Seiche, le tube de Malpighi du Dytique. Le chondriome se présente toujours sous la forme de filaments plus ou moins raides, allongés chez l'Ecrevisse et chez la Seiche, courts chez la Limace et

le Dytique. Remarquons que, quelle qu'en soit la longueur, chez tous les animaux, Vertébrés et Invertébrés, les chondriocontes partent de la base même de la cellule pour monter plus ou moins haut : un tel caractère de palissade basale est absolument caractéristique de ce segment. Chez les Lophobranches et les Invertébrés, il n'y a, au contraire, presque jamais de véritable zone de Golgi (sauf chez la Seiche) : les vacuoles évoluent séparément, chacune pour son compte. Il faudrait plutôt admettre que chaque vacuole constitue une zone de Golgi indépendante. Le tube à bordure en brosse représente même à lui seul l'appareil rénal proprement dit chez les deux Mollusques que nous avons étudiés et chez le Dytique : mais nous avons vu que, si l'on examine l'uretère primaire chez la Limace, on constate qu'il correspond assez bien à un segment à bâtonnets, c'est-à-dire à la pièce intermédiaire. Quant au tube de Malpighi des Insectes, son origine est entièrement différente de celle des autres appareils excréteurs que nous avons étudiés jusqu'ici : il ne constitue qu'une dépendance de l'intestin et ne représente que la partie sécrétoire de l'appareil excréteur. Les produits éliminés traversent ensuite l'intestin terminal. Il est possible qu'interviennent à ce niveau des phénomènes de concentration et de résorption, et que l'intestin terminal chez les Insectes joue le même rôle physiologique que le segment à bâtonnets chez les autres Invertébrés. Nous retrouvons, en revanche, le segment à bâtonnets chez les Lophobranches (deuxième segment de VERNE) et chez l'Ecrevisse (Labyrinthe blanc). Il se reconnaît à l'absence de bordure en brosse, à la fréquente antépulsion des noyaux et à l'absence de grains figurés.

Nous concluons que, chez les animaux que nous avons étudiés, l'appareil excréteur est caractérisé par l'existence des deux segments de tube suivants :

1^o Un tube à bordure en brosse. Le chondriome forme une palissade de filaments partant de la base des cellules, cellules qui présentent le plus souvent des images histologiques indéniables de sécrétion. On observe souvent l'existence de grains figurés.

2^o Un segment sans différenciation apicale, sans grains figurés, et qui ne présente jamais d'images de sécrétion. Il possède un chondriome en filaments serrés qui offre souvent l'aspect de bâtonnets et dont les noyaux montrent une fréquente antépulsion.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE CYTOPHYSIOLOGIQUE

RECHERCHES SUR LA SÉCRÉTION DE L'URÉE ET DES CHLORURES

CHAPITRE PREMIER

ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION

Depuis les premiers travaux de HEIDENHAIN, en 1874, et plus encore au cours de ces dernières années, de très nombreux auteurs se sont attaqués au problème de l'histophysiologie rénale. Nous ne pouvons songer à analyser ici les multiples travaux qui ont trait à cette question : on en trouvera l'exposé détaillé dans l'ouvrage de von MÖLLENDORFF (1930). On consultera également avec fruit les récentes communications de GÉRARD et CORDIER (1934), ainsi que les derniers ouvrages de TURCHINI (1935). Nous nous bornerons à donner une idée générale de ces recherches, en les classant d'après les procédés d'investigation qui ont été utilisés.

Nous ne parlerons pas des très importants travaux des physiologistes, dont les méthodes d'exploration fonctionnelle, par l'étude du sang d'une part, et de l'urine de l'autre, sortent du cadre de nos recherches. Nous n'oublions pas cependant que ce sont ces méthodes qui ont permis à l'un d'eux, AMBARD (1914/1920), de formuler des lois précises qui dominent actuellement tout le problème de la physiologie du rein.

Les procédés mis en œuvre pour l'étude histophysiologique sont nombreux, et la plupart des auteurs, fort justement, ont utilisé simultanément plusieurs méthodes différentes. Toutefois, on constate facilement que le nombre des principes et des procédés qui ont guidé

les auteurs se ramène, comme l'a montré TURCHINI (1934), à quatre méthodes principales :

1^o Méthode des examens directs ou histochimiques des produits de la sécrétion, et recherche de leur localisation dans le rein.

2^o Méthode des modifications expérimentales fonctionnelles dans les conditions de la sécrétion.

3^o Méthode de l'examen comparatif de la sécrétion urinaire et de la structure du rein dans la série des Vertébrés.

4^o Méthode des injections de substances faciles à localiser dans le rein, soit par leurs réactions histochimiques, soit par leur couleur propre.

Avant d'examiner les principes de la première méthode, que nous avons nous-même employée, passons rapidement en revue les résultats acquis par les auteurs suivant les trois autres méthodes.

Méthode des variations expérimentales. — On peut agir sur les conditions de la sécrétion, soit en modifiant artificiellement la composition du sang qui arrive au rein, soit en modifiant l'organe excréteur lui-même par suppression de certaines de ses parties. LAMY, MAYER et RATHERY (1906) ont provoqué des diurèses et des anuries expérimentales chez les Mammifères. Ils ont constaté qu'au cours de ces modifications profondes dans les conditions de la sécrétion, l'aspect histologique du glomérule ne changeait pas, mais que les bâtonnets de Heidenhain s'altéraient au cours des polyuries répétées : ils en ont conclu que le glomérule ne jouait aucun rôle dans la sécrétion et ne devait être considéré que comme un organe pulsatile. NUSSBAUM (1878), GURWITSCH (1902), BENSLEY et STEEN (1928), GÉRARD et CORDIER (1932) s'autorisent du fait de la double irrigation, artérielle du glomérule et veineuse des tubes contournés, dans le rein des Batraciens, pour supprimer expérimentalement l'irrigation sanguine de l'un ou de l'autre de ces appareils glomérulaires et tubulaires. Ils constatent alors que l'acide urique est toujours sécrété même après suppression de l'irrigation glomérulaire ; cette sécrétion est le fait du tube à bordure en brosse. GÉRARD et CORDIER remarquent de plus que, lors de la suppression de la fonction glomérulaire, l'acide urique sécrété par les tubes stagne dans les lumières des premiers segments, ce qui indique l'absence, dans ces tubes, d'un flux liquide qui existe lorsque le glomérule est fonctionnel.

CASTAIGNE (1900) avait essayé de supprimer à volonté les fonctions

glomérulaires et tubulaires en lésant l'un ou l'autre de ces organites par des injections de substances à toxicité élective : sublimé (lésions épithéliales) et sels de plomb (lésions glomérulaires). Le principe même de la méthode est douteux, car l'électivité parfaite des toxiques est loin d'être prouvée.

Méthode des examens comparatifs. Une manière élégante d'éliminer la fonction glomérulaire était d'étudier ce qui se passe chez les animaux dont les reins sont normalement aglomérulaires. C'est ce qu'ont fait VERNE (1923) et MARSHALL (1930), qui ont constaté que les tubes rénaux des Lophobranches éliminent l'eau et les substances dissoutes. EDWARDS et CONDORELLI (1928) constataient de leur côté que le rouge phénol est également éliminé par les tubes rénaux de ces animaux.

La taille des glomérules varie suivant l'habitat : les Poissons d'eau douce ont des glomérules beaucoup plus gros que les Poissons de mer qui, vivant dans un milieu hypertonique, réduiraient ainsi leur perte en eau (MARSHALL et SMITH, 1930 ; NASH, 1931). CORDIER (1928) montre enfin que la capacité filtrante des glomérules, chez les Reptiles, est en rapport avec la densité de l'urine ; le développement du glomérule va donc de pair avec la sécrétion aqueuse.

Méthode des injections de substances. — Distinguons tout de suite parmi les substances injectées les substances diffusibles de celles qui sont en suspension colloïdale à des degrés variés de dispersion.

¹⁰ *Substances diffusibles.* — HEIDENHAIN et NEISSER (1874) injectaient à leurs animaux de l'acide urique, des urates et des corps puriques ; ces substances ils les retrouvaient dans la lumière des tubes urinaires. GÉRARD et CORDIER (1932) montrent que l'acide urique injecté est excrété par le tube à brosse ; LUEKEN (1932) arrive au même résultat.

De nombreux auteurs ont étudié l'élimination des sels de fer, de plomb, de mercure : tels FIRKET (1920/1932), STIEGLITZ (1921), DAWSON (1925), OKKELS (1929), TRUC (1929), SIMONNET (1930). Leurs conclusions ne concordent d'ailleurs pas ; il n'est pas prouvé, de plus, que l'introduction de ces substances étrangères dans la circulation ne lèse pas tant soit peu l'organisme rénal au moment du passage. GÉRARD et CORDIER (1932) ont constaté que les sels d'urane s'éliminaient par le glomérule. La toxicité de ces sels est forte

lorsque la concentration des sels est forte. Ces auteurs n'ayant constaté de lésions qu'au niveau du segment à bâtonnets (pièce intermédiaire) chez les Batraciens, y voient une nouvelle démonstration du rôle de concentration par résorption d'eau de ce segment.

TRUC (1930) a recherché l'élimination des substances fluorescentes en lumière de Wood. Enfin, de nombreux auteurs ont étudié l'élimination des colorants diffusibles. TURCHINI, par exemple (1922, 1923), recherche l'élimination du bleu de méthylène chez des Grenouilles et chez divers Mollusques. Il semble cependant préférable d'utiliser les colorants vitaux acides, les colorants basiques comme le bleu de méthylène ou le rouge neutre étant susceptibles de pénétrer dans toutes les cellules de l'organisme où ils mettent en évidence le vacuome sans qu'il soit question pour autant d'une image de sécrétion quelconque.

Les premiers résultats obtenus sur les colorants acides diffusibles sont dus à HEIDENHAIN (1874), qui a montré que le carmin d'indigo est sécrété par les tubes contournés et par les branches larges des anses de Henle. Au cours de leurs expériences de suppression de la fonction glomérulaire, NUSSBAUM et BENSLEY et STEEN avaient constaté que les tubes à brosse continuaient à éliminer l'indigo-carmin et le rouge phénol. Récemment, HÖBER et MIROWSKI (1932) ont confirmé ces résultats ; ils ont montré de plus qu'il faut apporter une grande prudence dans l'interprétation des résultats obtenus par perfusion du rein avec un sérum artificiel : ainsi le cyanol et le bleu patenté V ne s'éliminent qu'au contact du sang de l'animal. Les injections de colorants acides mettent aussi en évidence le rôle actif de la pièce intermédiaire dans la résorption de l'eau : les colorants sont fortement concentrés dans la lumière de ces tubes. C'est également au moyen du rouge phénol qu'EDWARDS et CONDORELLI (1928) démontrent les propriétés sécrétoires des tubes urinaires des Lophobranches.

Si l'on veut tirer une conclusion de l'ensemble de ces travaux sur les substances diffusibles, on devra admettre que l'acide urique, les urates, et les colorants vitaux acides diffusibles (non toxiques) sont éliminés par les tubes à bordure en brosse et même, dans certains cas (HEIDENHAIN), par le segment à bâtonnets de la pièce intermédiaire.

2° *Substances colloïdales.* — De très nombreuses recherches d'histophysiologie rénale ont été faites au moyen des colorants colloïdaux

acides du type trypan bleu. Citons notamment les belles recherches de MÖLLENDORFF (1915/1920). On sait maintenant que les colloïdes à haute dispersion, comme le trypan bleu, les carminates, l'encre de Chine R. A. L., le saccharate de fer, peuvent filtrer à travers le glomérule, tandis que les colloïdes moins dispersés tels que l'encre de Chine Pélikan 541, le bleu de Prusse soluble, l'oxyde de thorium colloïdal, les solutions colloïdales de cholestérol sont arrêtés. Enfin, les injections d'albumines étrangères peuvent provoquer au niveau du glomérule des lésions qui en augmentent la perméabilité (GÉRARD et CORDIER, 1934).

Que deviennent ces substances colloïdales lorsqu'elles ont traversé le glomérule? MÖLLENDORFF (1915) montre que, chez la Souris et la Grenouille, les colorants acides, après filtration glomérulaire, viennent s'accumuler dans le tube à bordure en brosse d'après une règle constante : l'accumulation est maxima dans le début du tube, elle décroît dans les parties distales. CORDIER (1928) a retrouvé ce fait chez les Reptiles; GÉRARD et CORDIER (1934) chez les Poissons et les Oiseaux. C'est également à GÉRARD et CORDIER que nous devons une notion exacte du rôle de ces colorants acides colloïdaux. Ces auteurs ont étudié l'action du trypan bleu lors de la suppression de la fonction glomérulaire chez les Crapauds (1932). Dans ce cas, les substances colloïdales acides ne peuvent pas passer dans les tubes urinaires et ne viennent pas s'accumuler dans les cellules qui les bordent. Il s'agit donc bien, pour ces substances, d'un phénomène de résorption tubulaire. GÉRARD et CORDIER montrent encore que cette « *athrocytose* », générale pour tous les colloïdes électro-négatifs à haute dispersion, se retrouve dans tout le phylum des Vertébrés. On la constate même dans la néphridie des Annélides (CORDIER, 1933). GÉRARD et CORDIER montrent enfin qu'il existe dans le tube à bordure en brosse un gradient de perméabilité apicale des cellules; cette perméabilité est minima au début et augmente progressivement dans le sens distal. Cette importante propriété du tube permet en quelque sorte de mesurer, par l'aspect de l'athrocytose, le degré de dispersion d'un colloïde acide : car plus les particules colloïdales sont grosses, plus grand est le décalage en sens distal du point d'athrocytose maxima. L'importance du gradient de perméabilité varie avec le groupe d'animaux envisagés; ainsi, chez les Annélides, il est bien moins marqué. Ce qui veut dire que la sensibilité de cet appareil de mesure des particules qu'est le tube à bordure en brosse est moins grande. C'est à

ces phénomènes d'athrocytose que GÉRARD et CORDIER rattachent ceux de la néphrose lipoïdique: elle ne serait pas due à une dégénérescence graisseuse des cellules tubulaires, mais bien à une athrocytose de graisses ayant filtré à travers le glomérule par suite d'une lésion de ce dernier. On obtient le même résultat expérimentalement par injection, à des animaux sains, du sérum de sujets présentant cette néphrose lipoïdique, ou par des injections d'ovalbumine. Enfin, DAWSON (1933), GÉRARD et CORDIER (1933) montrent que les cellules à bordure en brosse sont également capables de phagocyter de grosses particules (encre de Seiche, par exemple) injectées dans le péritoine d'animaux à néphrons ouverts: CORDIER (1933) retrouve aussi cette propriété chez les Annélides. L'intérêt considérable des recherches de GÉRARD et CORDIER est que, pour la première fois, ces auteurs ont donné une forme rigoureuse et précise aux idées qui avaient souvent été soutenues au sujet des colorants acides. Nous saisissons maintenant l'importance de cette athrocytose ainsi que ses limites. Il en résulte que l'étude des colorants colloïdaux acides ne peut fournir aucune idée du mécanisme de la sécrétion de l'urine normale, cette fonction d'athrocytose n'étant d'ailleurs physiologique que dans des cas assez rares (graisses) chez les Mammifères.

Méthode des localisations des constituants de l'urine. — GÉRARD et CORDIER (1932) observent directement les cristaux d'acide urique dans l'épithélium du tube à bordure en brosse et dans la lumière des tubes à bâtonnets chez le Crapaud. C'est également dans cette catégorie d'observations directes que nous rangerons les fameuses expériences de microponctions de WEARN et RICHARDS (1925). Ces auteurs constatent que le liquide glomérulaire contient les mêmes sels que le plasma sanguin et qu'il contient aussi du glucose. Or, on ne retrouve pas ce glucose dans l'urine vésicale. WHITE et SCHMIDT (1926), utilisant la même technique, constatent la présence du glucose dans le liquide glomérulaire de *Necturus*, mais ne la retrouvent plus à l'extrémité du tube à bordure en brosse; il s'y serait donc résorbé. TAMURA (1927) confirme les résultats de WEARN et RICHARDS. Cette méthode de micro-pipettage est certainement très élégante: les résultats auxquels elle aboutit sont en faveur d'une résorption du glucose dans le tube à bordure en brosse. Mais il reste à savoir si de telles expériences sont parfaitement à l'abri

d'erreurs qui surviendraient au cours des ponctions, et seraient de nature à en annuler les résultats.

Plusieurs auteurs ont tenté de localiser histochimiquement les constituants normaux de l'urine. Les premiers essais ont été opérés sur l'acide urique. COURMONT et ANDRÉ (1904) localisaient histochimiquement, par le nitrate d'argent ammoniacal, les urates et les corps puriques dans les cellules des tubes à bordure en brosse et dans celles des branches larges des anses de Henle. CIACCIO (1908), modifiant légèrement la technique initiale de COURMONT et ANDRÉ, confirme les résultats de ces auteurs. On a fait observer, depuis lors, que ce réactif n'était pas spécifique de l'acide urique : ce qui est exact. Il donne en effet des résultats avec tous les corps puriques. Il ne fournit donc qu'une donnée globale, qui n'est cependant pas à dédaigner. CUSHNY (1926) a voulu voir dans les images de COURMONT et ANDRÉ, et dans celles de CIACCIO, des images de résorption : ce qui est évidemment faux. Il semble aujourd'hui prouvé que le groupe des corps tels que l'acide urique, les urates, les bases puriques, sont effectivement sécrétés par les tubes à bordure en brosse et, dans certains cas, par les cellules des branches larges des anses de Henle.

Le problème de la sécrétion de l'urée est autrement délicat. HÖBER (1930), étudiant cette sécrétion par une méthode de dosage, conclut qu'elle provient d'une sécrétion des tubes rénaux. MARSHALL et CRANE (1924) montrent que la concentration de l'urée dans le rein est deux fois plus forte que dans l'urine ; ce qui ne peut s'expliquer que par une action sécrétoire des tubes rénaux. La localisation histochimique de l'urée a été tentée, pour la première fois, par POLICARD (1915), qui a adapté à l'histochimie la réaction chimique de FOSSI au moyen du xanthidrol : l'urée est mise en évidence dans les lumières des tubes de Bellini de la moelle. CHEVALIER et CHABANIER (1915), grâce à un perfectionnement de la technique, réussissent à mettre en évidence l'urée dans le cortex rénal. Dans la moelle, l'urée se trouve dans les lumières de tous les tubes, et exclusivement dans ces lumières. Dans le cortex, au contraire, la localisation intratubulaire est rare : les cristaux de dixanthylurée se trouvent dans les cellules où ils forment de grosses rosettes qui perforent le cytoplasme. On en voit de même dans les espaces intertubulaires, les vaisseaux, les capillaires glomérulaires, mais très rarement dans la lumière de la capsule de Bowman. Depuis lors, OLIVER (1921), STÜBEL (1921), PIRAS (1922), WALTER (1923), utilisant des fixateurs variés, mais tous au xanthidrol,

confirment les résultats de CHEVALLIER et CHABANIER ; ils concluent que l'urée filtre à travers le glomérule, mais que sa concentration est fortement augmentée par l'action des tubes à bordure en brosse. LESCHKE avait cependant (1915) proposé une autre méthode de localisation histochimique de l'urée dans les tissus. Il tire parti de l'affinité pour l'urée du nitrate mercurique : il se forme un composé insoluble que l'on met ensuite en évidence en noir par sulfuration. LESCHKE utilise cette méthode au cours d'expériences de jeûne et d'injection d'urée ; il conclut que, si l'urée peut filtrer à travers le glomérule, elle est surtout sécrétée par les tubes à bordure en brosse, la sécrétion maxima se faisant au début du segment. Ce résultat a été depuis confirmé par OLIVER (1921), PIRAS (1923), WALTER (1923) ; toutefois, la spécificité de la méthode a été contestée et, depuis lors, la méthode a été abandonnée.

Le problème de la localisation histochimique des chlorures est difficile à résoudre à raison de la grande solubilité de la plupart des sels de l'acide chlorhydrique. LESCHKE (1915) a cependant imaginé une méthode qui permet d'obtenir une précipitation chimique, très probablement élective, des chlorures sous la forme de chlorure d'argent qu'il noircit ensuite par réduction. LESCHKE expérimente sur des Lapins et des Cobayes et augmente artificiellement le taux des chlorures dans le sang. Il voit une localisation intracellulaire des chlorures dans les tubes à bordure en brosse et en conclut que les chlorures sont sécrétés par les tubes. Mais il existe un seuil de résorption dont LESCHKE n'a pas tenu compte ; de ce fait, le problème de la sécrétion des chlorures n'est pas résolu.

DEFRISE utilise, en 1927, la méthode de LESCHKE modifiée et recherche les chlorures dans les cellules rénales de Rats soumis à des régimes alimentaires variés et à des injections de chlorures. Il voit des chlorures dans toutes les cellules rénales, sauf celles de l'anse de Henle, et conclut à une filtration glomérulaire de l'eau et des chlorures. Le liquide filtré subirait de la part du tube à bordure en brosse une première résorption portant sur les chlorures ; cette résorption serait suivie d'une résorption aqueuse pendant le passage à travers la branche ascendante de l'anse de Henle. Les images d'accumulation de chlorures dans les cellules des tubes distaux seraient la preuve d'une sécrétion active de chlorure de sodium.

DEFRISE apporte, semble-t-il, des résultats plus complets que ceux de LESCHKE, puisqu'il constate la présence de chlorures dans les

cellules des tubes distaux ; mais il est en contradiction absolue avec LESCHKE sur le mode d'action des chlorures au niveau du tube à bordure en brosse. La question de la sécrétion des chlorures, particulièrement intéressante du fait que les chlorures sont des substances à seuil, n'est pas encore résolue et doit être reprise du point de vue histochimique et expérimental.

MODE D'ÉLIMINATION DES DIVERSES SUBSTANCES PAR LE REIN

Les travaux des physiologistes paraissent avoir démontré que si certaines substances sont éliminées dès qu'elles se trouvent dans le sang et quelle qu'en soit la concentration, il en est d'autres qui ne sont excrétées par le rein que lorsqu'elles atteignent dans le sang un taux déterminé, qui a été appelé « seuil ». Les substances du premier groupe sont dénommées *substances sans seuil* ; les autres *substances avec seuil*.

Mais les auteurs ne s'accordent pas tous sur la nomenclature des substances sans seuil et avec seuil. AMBARD (1914/1920) les classe de la manière suivante :

Substances sans seuil : substances excrémentitielles, substances colorantes, médicaments divers, urée, sulfates, phosphates.

Substances avec seuil : les ions Cl^- , Na^+ , K^+ , le glucose, et peut-être même l'acide urique.

CUSHNY apporte une classification assez différente et, parmi les substances avec seuil, distingue celles dont le seuil est élevé et celles dont le seuil est bas :

Substances à seuil élevé : ions Cl^- , Na^+ , glucose, bicarbonates, acides aminés.

Substances à seuil faible : ion K^+ , urée, urates, phosphates, sulfates (?)

Substances sans seuil : créatinine, acide borique, iode, sulfates (?)

Pour que la théorie des seuils puisse expliquer tous les phénomènes, AMBARD a été amené à admettre la mobilité des seuils. Il semblerait, au demeurant, que l'abaissement des seuils des bases minérales soit indépendant de la valeur de l'anion, et fonction de la concentration en ions H^+ . En fait, la théorie des seuils ne donne qu'en apparence

une explication des choses, et l'on ne distingue pas exactement les raisons pour lesquelles une substance possède un seuil ou n'en possède pas. CUSHNY en propose bien une ; mais elle se résume à affirmer que certaines substances sont réabsorbables (substances à seuil) par les tubes urinaires, tandis que d'autres ne le sont pas (substances sans seuil).

*
* *

Nous avons repris l'étude de la sécrétion rénale de l'urée chez la Souris blanche et chez la Grenouille verte. Chez ces mêmes animaux, et aussi chez le Cobaye, nous avons en outre étudié le problème de la sécrétion des ions Cl^- . Notre choix intéressera donc à la fois une substance à seuil : Cl^- (seuil élevé) et une substance sans seuil ou à seuil très bas : urée. Il sera particulièrement important de rechercher s'il n'existe pas de différences morphologiques dans le mécanisme sécrétoire de ces substances. A titre de comparaison, nous avons aussi recherché les chlorures et l'urée chez quelques Invertébrés.

CHAPITRE II

TECHNIQUES

I. **Urée.** — Nous avons utilisé, pour la recherche histochimique de l'urée, deux méthodes convergentes :

a) Réaction du xanthydrol. — Le problème consiste à incorporer au fixateur une certaine quantité de xanthydrol, de manière à précipiter tout ou partie de l'urée contenue dans les pièces sous forme de dixanthylurée cristallisée insoluble et spécifique. Le réactif doit donc dissoudre le xanthydrol et, pour ce faire, être exempt d'eau ; il doit, de plus, pénétrer le plus rapidement possible les pièces pour éviter la diffusion de l'urée avant la précipitation. Toutes ces qualités doivent s'ajouter aux qualités ordinairement requises pour un bon fixateur. En pratique, le fixateur parfait n'existe pas. STÜBEL conseille de dissoudre 6 % de xanthydrol dans de l'acide acétique pur et d'employer telle quelle cette solution. Nous avons utilisé cette technique qui donne d'assez bons résultats ; nous avons obtenu des résultats équivalents en dissolvant le xanthydrol à saturation dans le fixateur de Carnoy ordinaire. Les autres fixateurs, décrits par CHEVALLIER et CHABANIER, par WALTER, etc., ne donnent pas de résultats satisfaisants.

Après 24 heures de fixation (par le réactif de STÜBEL ou par le Carnoy saturé de xanthydrol), les pièces sont passées par l'alcool à 100° fréquemment renouvelé, et incluses à la paraffine. Sur les coupes, les cristaux de dixanthylurée apparaissent grâce à leur couleur jaune : mais, grâce à leur biréfringence, ils s'éclairent d'une façon splendide au microscope polarisant, entre nicols croisés.

Cette méthode, qui est parfaitement élective, ne présente cependant pas toutes les qualités requises d'une bonne méthode histochimique. La localisation précise du précipité est difficile, car les cristaux formés sont groupés en rosettes qui excèdent la taille des cellules ; de plus, le fixateur ne pénètre pas assez rapidement dans le cytoplasme pour éviter toute diffusion. Il faut opérer avec de très petites pièces si

l'on veut que la pénétration soit complète. La réaction est surtout précieuse pour l'étude de l'urée extracellulaire, c'est-à-dire de l'urée dans les lumières des tubes, dans le glomérule, dans les espaces inter-tubulaires et dans les vaisseaux sanguins. La localisation intracellulaire est grossière et doit être complétée par une autre méthode de recherche.

b) Méthode de Leschke. — La méthode proposée par LESCHKE, en 1915, met en jeu l'affinité particulière de l'urée pour le nitrate mercurique, ce qui donne un composé insoluble en milieu acide. On prélève, aussi rapidement que possible, de très petits fragments du rein que l'on place dans le liquide suivant préparé au moment de l'emploi :

Solution 1/2 saturée de nitrate mercurique.....	100 cc.
Acide nitrique pur	1 cc.

Il est bon d'utiliser une solution fraîche de nitrate mercurique, car la décomposition en est très rapide. La fixation dure environ 24 heures. On lave à l'eau distillée, fréquemment renouvelée pendant plusieurs heures, pour éliminer toute trace de sel de mercure soluble, et on inclue. Les coupes sont plongées pendant 30 minutes environ dans une solution saturée d'H²S. On peut également employer la solution commerciale de sulfure d'ammonium : mais les résultats sont moins nets. Après sulfuration, la combinaison uréo-mercurique se présente sous la forme de précipité noir ; on colore le fond à l'hémalun. Une telle méthode a l'avantage de donner un précipité intracellulaire très fin et facilement localisable ; elle a le défaut d'exiger, pour la précipitation, un substratum albumineux. Il n'y a jamais rien dans les lumières des tubes, dans le sang ni dans les espaces intertubulaires. Il est donc absolument nécessaire de confronter les résultats obtenus par cette méthode avec ceux que l'on obtient par le xanthhydrol si l'on veut avoir une image complète des résultats. La spécificité de la réaction de LESCHKE est probablement moindre que celle de la précédente ; mais nous avons toujours trouvé les fins précipités mercuriques dans les cellules des mêmes tubes qui, par la réaction au xanthhydrol, sont fréquemment remplies de grosses rosettes cristallines intra-cellulaires.

II. Chlorures. — La grande solubilité de la plupart des sels de l'acide chlorhydrique rend difficile le problème de la mise en évidence histochimique des chlorures. La méthode de LESCHKE met

en jeu l'insolubilité du chlorure d'argent en milieu très acide, alors que les autres sels d'argent sont dissous. On prélève de très petits fragments de reins le plus rapidement possible et on les porte dans la solution suivante préparée au moment de l'emploi :

Solution de nitrate d'argent à 2 %	100 cc.
Acide nitrique pur	1 à 2 cc.

La fixation dure de 12 à 24 heures et doit se faire à l'obscurité. LESCHKE ne fournit pas d'indications relatives à la température de la fixation. Nous avons pratiqué des fixations à la température ambiante qui nous ont donné des résultats satisfaisants. La fixation à la glace ne donne pas de bons résultats, car elle augmente la taille des précipités. Nous avons essayé des fixations à l'étuve à 37° pour augmenter la rapidité de pénétration du fixateur : les résultats sont, en général, plus intenses qu'à la température ordinaire. De telles fixations sont spécialement recommandables lorsqu'on est obligé de fixer des pièces de dimensions un peu fortes ou lorsque le tissu étudié est particulièrement compact.

Au sortir du fixateur, les pièces sont lavées très soigneusement à l'eau distillée fréquemment renouvelée, et cela pendant plusieurs heures, afin d'éliminer toute trace de sel d'argent soluble ; après quoi elles sont placées dans le réducteur de Cajal. Le chlorure d'argent est réduit et apparaît sous la forme de précipités noirs ; on peut faire une coloration de fond quelconque.

Si, par suite de la trop forte dimension des pièces, ou pour toute autre raison, le résultat paraît un peu faible, on peut encore tenter d'y remédier en plongeant les lames quelques instants dans le réducteur ; ce procédé nous a souvent donné de bons résultats.

Valeur des résultats. — Dans l'interprétation des images obtenues par les méthodes de LESCHKE, il ne faut pas perdre de vue qu'il s'agit toujours d'une précipitation chimique sous la forme de granules, d'une taille généralement uniforme, d'un corps préalablement liquide. Seule, la densité des granules pourra nous renseigner sur l'importance des inclusions étudiées. La localisation précise de ces précipités ne donne qu'une idée assez vague de la localisation exacte des corps étudiés. Les granules observés ne sont pas, en effet, les témoins d'organites cellulaires vrais. Ces réserves faites (elles sont surtout importantes en ce qui concerne les Vertébrés), il est facile, avec un peu

d'habitude, par la comparaison de divers stades physiologiques et par l'emploi simultané de plusieurs techniques convergentes, de tirer des conclusions intéressantes de ce genre d'expériences.

A ces techniques histochimiques, nous avons toujours associé la pratique des diverses techniques cytologiques et d'imprégnations métalliques, telles que nous les avons exposées au cours de l'étude morphologique du tube urinaire. Nous avons ainsi recherché quel était le comportement des organites cellulaires véritables, c'est-à-dire le chondriome et le vacuome, en face des modifications histochimiques obtenues au cours de nos expériences.

CHAPITRE III

ÉTUDE DE LA SÉCRÉTION DE L'URÉE

I. — CAS DE LA SOURIS

Les Souris blanches utilisées pour les expériences ont été réparties en six lots :

- 1^{er} Lot : Souris soumises pendant huit jours à une alimentation variée (graines, pain, un peu de viande).
- 2^e Lot : Souris du lot précédent mises à la diète hydrique pendant les 48 heures précédant la fixation.
- 3^e Lot : Même procédé, mais diète totale.
- 4^e Lot : Souris nourries uniquement avec de la viande crue pendant les huit jours précédant la fixation.
- 5^e Lot : Souris du lot précédent sacrifiées 15 minutes après injection intrapéritonéale de 1 cc. d'une solution d'urée à 20 % dans l'eau distillée.

6^e Lot : Même procédé, mais injection de 2 cc. de la même solution.

Chez les Souris du premier lot (Fig. 78), la réaction de Leschke met en évidence des grains noirs, exclusivement dans les cellules du tube à bordure en brosse (Fig. 78, I), avec prédominance très nette dans les cellules de la partie proximale sinueuse. Les grains sont répartis sans ordre dans le cytoplasme ; ils sont toutefois nettement plus nombreux dans la région basale des cellules où se trouvent les bâtonnets de Heidenhain, entre lesquels ils semblent s'insérer. Les grains sont également nombreux dans la région vacuolaire. La réaction au xanthidrol confirme d'abord cette localisation intracellulaire corticale : de plus, elle met en évidence l'urée dans la lumière des pièces intermédiaires et dans celles des tubes collecteurs. Il y a aussi un peu d'urée dans les lumières des tubes à bordure en brosse ; mais il n'y en a pas du tout dans la cavité de la capsule de Bowmann. En revanche, de nombreux cristaux sont visibles dans les mailles des

glomérules, dans les vaisseaux sanguins et dans les espaces intertubulaires.

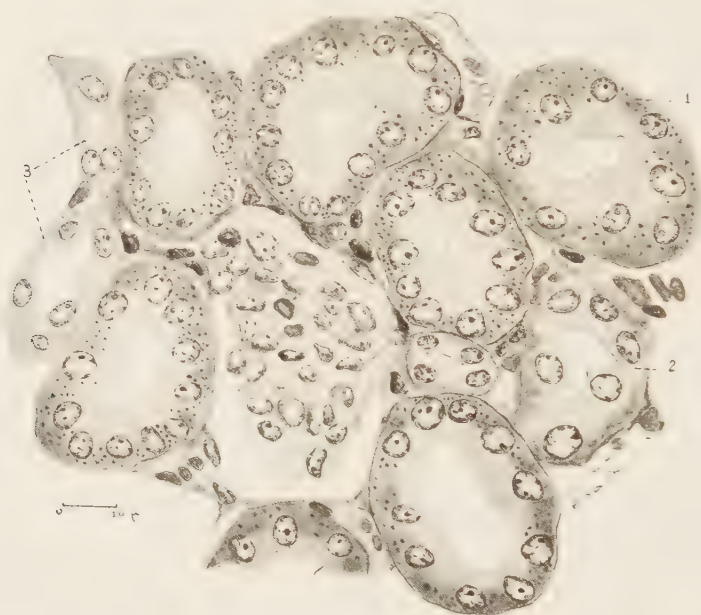


Figure 78. — Souris, alimentation variée. Région corticale du rein. — Leschke-urée.

1. Tubes à bordure en brosse contenant des granules d'urée.
2. Coupe de la branche ascendante de l'anse de Henle ; pas d'urée.
3. Segment de Schweigger-Seidel ; pas d'urée.

Chez les Souris au jeûne, les résultats sont de même nature ; mais les grains noirs de sulfure mercurique et les cristaux de dixanthylurée sont beaucoup moins nombreux, surtout chez les Souris à la diète totale. Dans certains tubes, il n'y en a même pas du tout (Fig. 79).

Chez les animaux nourris à la viande, et surtout chez ceux qui ont subi des injections d'urée (Fig. 80), la réaction est nettement accusée. Les grains de sulfure mercurique sont très abondants dans toutes les cellules des tubes du cortex (Fig. 80. 1 et 2), sauf dans les tubes intermédiaires (Fig. 80. 3) : mais ils s'étendent de plus aux cellules médullaires des branches larges des anses de Henle (Fig. 81. 1). Les cristaux de dixanthylurée sont également beaucoup plus nombreux : les tubes de Bellini en sont complètement remplis. Les vaisseaux sanguins, les

espaces intertubulaires et les mailles des glomérules sont aussi chargés de nombreux cristaux : mais, de même que chez les Souris des premiers lots, on n'en rencontre pas dans les lumières des capsules de Bowmann.

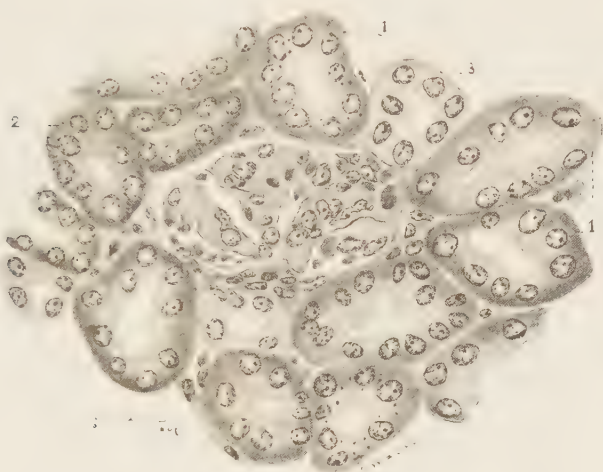


Figure 79. — Souris, diète hydrique. Région corticale du rein. — Leschke-urée.

1. Tubes à bordure en brosse ; très peu d'urée ; quelques tubes en sont même totalement dépourvus.
2. Coupe de la branche ascendante de l'anse de Henle ; pas d'urée.
3. Segment de Schweigger-Seidel ; pas d'urée.

L'étude du chondriome des cellules rénales chez les Souris des différents lots ne révèle que fort peu de variations. Un fait intéressant toutefois : les bâtonnets des tubes à bordure en brosse sont plus fuchsi-nophiles et plus riches en lipides chez les animaux nourris à la viande et chez ceux qui ont subi des injections d'urée. Cette différence d'aspect des bâtonnets apparaît surtout très nette au niveau des branches médullaires larges de l'anse de Henle. On sait que ces bâtonnets sont, en général, fort pâles et pauvres en lipides : ils deviennent très fuchsi-nophiles chez les animaux des derniers lots, dans les mêmes cellules où nous avons trouvé de l'urée.

Nous avons recherché l'évolution du vacuome au moyen des imprégnations à l'argent. Chez les Souris nourries normalement, le vacuome des tubes à bordure en brosse est représenté par un groupe de cinq ou six vacuoles qui se placent dans une même zone comprise, avant

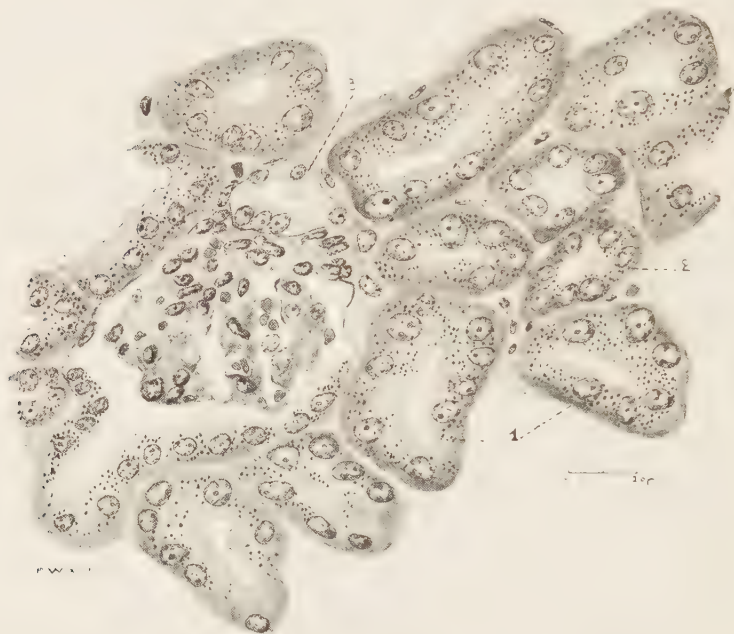


Figure 80. — Souris, injection de 1 cc. d'urée à 20 %. Région corticale du rein. — Leschke-urée.

1. Tubes à bordure en brosse contenant beaucoup d'urée.
2. Coupe de la branche ascendante de l'anse de Henle ; beaucoup d'urée.
3. Segment de Schweigger-Seidel ; pas d'urée.

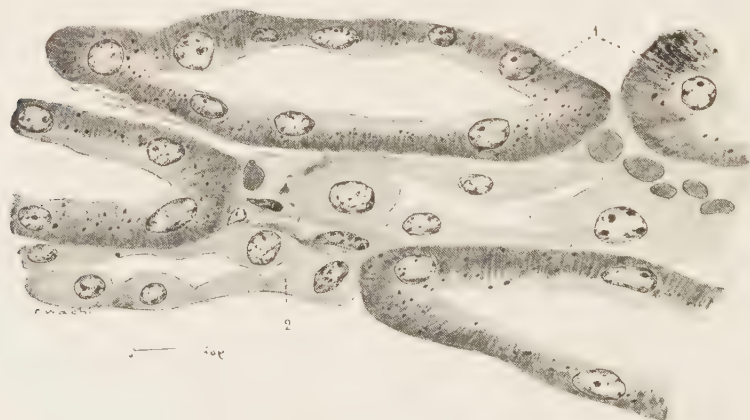


Figure 81. — Souris, injection de 1 cc. d'urée à 20 %. Région médullaire du rein. — Leschke-urée.

1. Branche ascendante de l'anse de Henle contenant de l'urée.
2. Tubes de Bellini ; pas d'urée.

tout, entre le noyau et le pôle apical des cellules, et descendant un peu sur les flancs du noyau (Fig. 82. 1). Chez les Souris à la diète, les

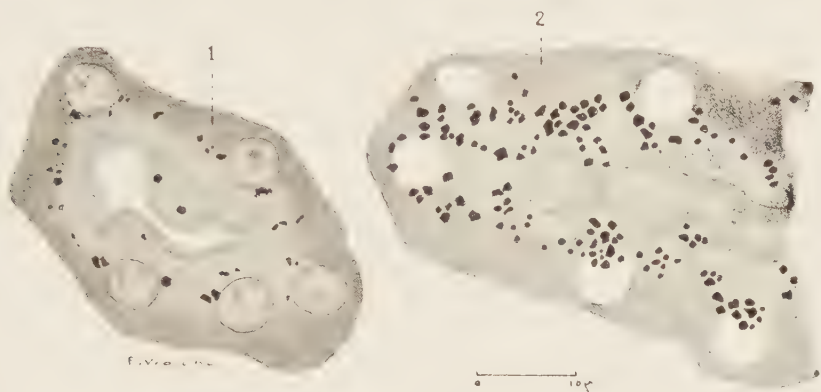


Figure 82. — Souris, tubes à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

1. Imprégnation élective du vacuome chez l'animal témoin.
2. Imprégnation élective du vacuome après injection de 1 cc. d'urée à 20 %. Accroissement considérable du nombre et de la dimension des vacuôles.

résultats, semblables dans l'ensemble, montrent cependant des vacuoles généralement moins grosses et moins nombreuses que dans le cas précédent. Chez les Souris des trois derniers lots, l'imprégnation est, au contraire, nettement plus importante; les vacuoles sont plus grosses et surtout beaucoup plus nombreuses. Chez les Souris qui ont reçu des injections d'urée, le phénomène est particulièrement frappant : toute la zone apicale des cellules apparaît bourrée de grosses et nombreuses granulations parfaitement imprégnées (Fig. 82, 2). Dans tous les cas, l'accumulation vacuolaire, tout comme l'accumulation uréique, est maxima dans la partie sinueuse proximale du tube et décroît progressivement à mesure que l'on s'avance dans la partie distale rectiligne.

II. — CAS DE LA GRENOUILLE

Nos Grenouilles vertes étaient réparties en quatre lots :

1^{er} Lot : Grenouilles nourries pendant 8 jours avec des vers de farine.

2^e Lot : Grenouilles conservées à la diète pendant les 48 heures avant la fixation.

3^e Lot : Grenouilles du premier lot sacrifiées 15 minutes après une injection intrapéritonéale de 2 cc. d'une solution d'urée à 20 % dans l'eau distillée.

4^e Lot : Même procédé, mais injection de 4 cc. de la même solution.

Les résultats obtenus par les techniques de Leschke et de Stübel sont absolument comparables à ceux que nous avons obtenus précédemment chez la Souris. Les grains noirs de sulfure mercurique, très rares chez les Grenouilles du 2^e lot (lorsqu'on a eu soin de mettre à la diète des Grenouilles dont l'estomac était déjà vide), et localisés dans les seules cellules à bordure en brosse, sont abondants chez les Grenouilles des 3^e et 4^e lots. Ils tendent alors à gagner les cellules du segment à bâtonnets, où on les trouve, au demeurant, en nombre bien plus restreint que dans le tube à bordure en brosse. Comme chez la Souris, les grains sont les plus nombreux dans les régions cellulaires où se trouvent les chondriocontes, c'est-à-dire à la base de la cellule et jusqu'à la région vacuolaire comprise ; nous n'avons pas de grains dans la région apicale. La réaction de Stübel au xanthidrol confirme cette localisation et, de plus, met en évidence l'urée dans les lumières des tubes distaux. Chez les animaux des 3^e et 4^e lots, de nombreux cristaux sont visibles dans les mailles des glomérules, les vaisseaux sanguins et les espaces intertubulaires ; ils sont très peu nombreux, au contraire, dans la lumière de la capsule de Bowmann.

Les résultats obtenus au moyen des imprégnations métalliques à l'argent confirment l'évolution vacuolaire que nous avons observée chez la Souris. Chez les Grenouilles des 3^e et 4^e lots, les imprégnations sont extrêmement riches, au niveau des cellules à bordure en brosse, les vacuoles sont nombreuses et forment un ensemble important qui descend jusqu'à l'équateur des noyaux. Elles sont toujours bien arrondies et le plus souvent imprégnées uniformément en noir. Le nombre et la grosseur de ces vacuoles sont nettement plus importants que chez les Grenouilles des premiers lots. De plus, alors que, chez ces derniers animaux, les imprégnations mettent souvent en évidence une véritable zone de Golgi, avec la participation d'un chondriome périvacuolaire à l'imprégnation, cette zone de Golgi n'existe plus chez les animaux des derniers lots où l'imprégnation est toujours purement vacuolaire. Notons, de plus, qu'à mesure que l'on s'éloigne du glomérule, les vacuoles diminuent progressivement en nombre et

surtout en grosseur. Au niveau des segments à bâtonnets, les résultats sont particulièrement intéressants. On sait que, chez les animaux témoins, l'imprégnation se limite à quelques vacuoles situées à la limite apicale des bâtonnets, avec une imprégnation fréquente et simultanée de chondriosomes apicaux. Chez les Grenouilles qui ont reçu des injections d'urée, on retrouve ces mêmes images : mais, au-dessus de ces nodosités et filaments anastomosés, et sous la membrane apicale, on observe d'autres petites vacuoles arrondies qui témoignent d'un fonctionnement plus actif de ce segment.

III. — CAS DES INVERTÉBRÉS

A. Limace rouge. — On sait, depuis les travaux de DELAUNAY (1927), que la Limace rouge constitue une exception dans la série des Pulmonés : l'excrétion azotée a lieu en effet pour une très grande part sous la forme d'urée. Nous avons recherché histologiquement l'urée dans les cellules du corps de Bojanus de Limaces fraîchement capturées, et cela au mois d'août, c'est-à-dire en période d'activité estivale. Nous avons également pratiqué chez certaines de ces Limaces des injections d'urée. La méthode de Leschke nous a révélé de fines granulations noires dans la région des bâtonnets basaux. Cette région peut même noircir *in toto* chez les Limaces qui ont subi des injections d'urée. Les vacuoles imprégnables à l'argent sont toujours révélées par la méthode de Leschke, ce que nous n'avons jamais obtenu chez les Vertébrés. Le nombre de ces vacuoles et leur noircissement sont plus importants chez les Limaces qui ont subi des injections d'urée. Enfin, les concrétions apicales donnent souvent une réaction positive ; les résultats présentent une intensité variée suivant les régions observées. Chez les Limaces injectées à l'urée, la grande majorité des concrétions apicales devient franchement noire. La technique au xanthhydrol nous a confirmé la localisation intracellulaire de l'urée et, de plus, a mis en évidence l'urée dans les lacunes sanguines péricellulaires.

B. Dytique. — Dans le tube de Malpighi du Dytique, la technique de Leschke nous a montré de fines granulations noires dans la région des bâtonnets basaux. De plus, les grains bruns, qui remplissent les cellules dans la partie distale du tube et qui constituent le vacuome

colorable au rouge neutre et imprégnable à l'argent. donnent pour l'urée une réaction franchement positive.

IV. — CONCLUSIONS

Les observations que nous avons faites sur la localisation de l'urée chez la Souris, la Grenouille, la Limace, le Dytique, sont absolument concordantes au niveau du segment à bordure en brosse des Vertébrés et des cellules à brosse qui constituent le corps de Bojanus de la Limace et le tube de Malpighi du Dytique. Si l'on se réfère à la théorie des seuils et si l'on admet avec AMBARD que l'urée est une substance sans seuil, c'est-à-dire sans résorption possible, le seul fait de trouver de l'urée dans les cellules indique qu'il s'agit d'une sécrétion. Si l'on veut supposer, avec CUSHNY, que l'urée possède un seuil, mais assez bas, nous ne pourrions admettre une résorption au niveau du tube à brosse que si la quantité d'urée y est faible et si elle décroît quand on augmente artificiellement le taux d'urée dans le sang. Nous avons justement observé le contraire. D'autre part, les résultats que nous avons relevés chez les Invertébrés, où la sécrétion est indiscutable puisqu'il s'agit d'appareils excréteurs sans glomérules, sont tout à fait analogues à ce que nous trouvons chez les Vertébrés. Enfin, la polarité cellulaire des cellules à bordure en brosse, que marque l'accumulation toujours basale du chondriome, classe ces cellules parmi les cellules glandulaires, au même titre que les cellules pancréatiques par exemple. Ces résultats nous permettent de formuler les conclusions suivantes.

L'excrétion de l'urée n'est due, chez les Vertébrés, que pour une très faible part à la filtration glomérulaire ; au contraire, elle est, chez tous les animaux étudiés, le fait de l'activité des cellules à bordure en brosse. Dans les cas d'injections d'urée, cette sécrétion d'urée peut, chez les Vertébrés, intéresser les cellules du segment à bâtonnets. Limitée en général, chez les Mammifères, à la portion corticale de ce segment, elle peut néanmoins s'étendre à sa zone médullaire, intéressant ainsi tous les tubes qui possèdent des bâtonnets de Heidenhain. L'apparition d'images de sécrétion uréique semble liée en effet, chez tous les animaux, à la présence de chondriocotes basaux développés. Rappelons qu'une assise de chondriocotes basaux existe chez la Limace et le Dytique, et que c'est parmi ces chondriocotes

que l'on voit apparaître les premiers grains noirs de la réaction de Leschke. Enfin, l'apparition d'une hypertrophie importante du vacuome lors des injections d'urée chez les Vertébrés, la localisation intravacuolaire de cette urée chez les Invertébrés, nous autorise à penser que l'urée, extraite du sang par les cellules rénales suivant un mécanisme que nous ignorons, mais où le chondriome basal joue probablement un rôle catalytique, s'accumule dans les vacuoles avant d'être excrétée. Cette accumulation doit être particulièrement forte, du fait, sans doute, d'une excrétion plus lente, chez les Invertébrés.

Du point de vue de la théorie des seuils, nos expériences sont plutôt en faveur des opinions d'AMBAUD, car nous n'avons, en aucun cas, pu observer de phénomènes qui puissent être interprétés comme une résorption. Il semble, en conséquence, qu'il faille classer l'urée dans les substances sans seuil.

CHAPITRE IV

ÉTUDE DE LA SÉCRÉTION DES CHLORURES

I. — CAS DE LA SOURIS

Les Souris blanches utilisées pour les expériences ont été réparties en sept lots :

- 1^{er} Lot : Souris soumises pendant 8 jours à une alimentation variée (graines, pain, un peu de viande).
- 2^e Lot : Souris du lot précédent mises à la diète hydrique pendant les 48 heures précédant la fixation.
- 3^e Lot : Même procédé, mais diète totale.
- 4^e Lot : Souris du premier lot sacrifiées 15 minutes après injection intrapéritonéale de 1 cc. d'une solution de ClNa à 10 % dans l'eau distillée.
- 5^e Lot : Même procédé, mais injection de 1 cc. d'une solution de ClNa à 20 % dans l'eau distillée.
- 6^e Lot : Souris du premier lot sacrifiées 15 minutes après injection intrapéritonéale de 2 cc. d'eau distillée.
- 7^e Lot : Même procédé, mais injection de 4 cc. d'eau distillée.

Chez les Souris du premier lot, on observe des grains noirs dans les mailles du glomérule, les vaisseaux sanguins et les espaces intertubulaires : on ne voit pour ainsi dire pas de grains dans la lumière de la capsule de Bowmann. Les cellules des tubes à bordure en brosse contiennent des grains à localisation supranucléaire. La répartition des grains n'est pas égale pour tous les tubes, pas plus du reste que pour les glomérules : il semble que certaines régions du rein soient plus riches que d'autres en chlorures. Dans la partie rectiligne et distale des tubes à bordure en brosse, on observe des granulations noires dans la lumière des tubes. Les cellules de la branche ascendante de l'anse de Henle ne contiennent pas de granulations : mais les lumières des tubes en contiennent de plus en plus à mesure que l'on s'avance dans ce segment vers le cortex du rein, le maximum étant

atteint au début du segment de Schweigger-Seidel. A partir de ce segment, et dans les tubes collecteurs qui lui font suite, on observe que certaines cellules renferment des granulations de chlorure d'argent réduit, généralement apicales. Une observation attentive de ces éléments nous prouve qu'il s'agit de ces *cellules spéciales*, dont nous avons défini les caractères au cours de notre étude morphologique. Remarquons, en outre, que la richesse en granulations des cellules spéciales est d'autant plus importante que l'on s'avance dans le système collecteur : les cellules spéciales des tubes collecteurs contiennent de nombreuses granulations disséminées dans tout le cytoplasme.

Chez les animaux soumis à la diète hydrique, certaines régions du rein nous montrent encore les mêmes images que chez les témoins ; mais la plus grande partie du cortex du rein est bien moins riche en chlorures. Le nombre des granulations est nettement moins important dans les glomérules et dans les tubes à bordure en brosse ; dans certains néphrons, il n'y en a même pas du tout. Ce n'est en général qu'à partir de la fin de la branche large de l'anse de Henle que l'on peut observer des grains dans la lumière des tubes rénaux. Ici encore, l'apex des cellules spéciales est bourré de granulations, tandis que les cellules banales en contiennent aussi, mais en moins grande quantité, et collées contre la membrane apicale des cellules. Dans les tubes collecteurs et les tubes de Bellini, seules les cellules spéciales, dont le dôme apical semble d'ailleurs plus développé que chez les animaux du premier lot, contiennent des grains noirs, uniformément répartis dans tout le cytoplasme de ces éléments.

C'est chez les animaux soumis à la diète totale que les phénomènes sont les plus intéressants : on observe des granulations dans certains glomérules ; mais il n'y a plus que très peu de tubes à bordure en brosse qui en contiennent. On observe encore des grains dans la lumière des tubes distaux (fin de la branche ascendante de l'anse de Henle et segment de Schweigger-Seidel). Les cellules banales du segment de Schweigger-Seidel renferment des grains apicaux ; mais ce qui frappe particulièrement, c'est l'aspect des cellules spéciales très volumineuses, qui font une énorme saillie dans la lumière des tubes et dont le cytoplasme est absolument bourré de granulations noires (Fig. 83, 1). Au reste, la taille de ces éléments et leur richesse en granulations s'accroissent à mesure que l'on s'avance dans les tubes de Bellini, tandis que les précipités dans la lumière se raréfient rapidement, et finissent par disparaître.

Chez les animaux qui ont reçu des injections de chlorures, on observe de nombreux grains noirs dans la plupart des glomérules : on en voit de même, mais en petite quantité, dans la lumière de la capsule de Bowmann. Les vaisseaux sanguins et les espaces intertubulaires sont, au contraire, très riches en chlorures. Toutes les cellules rénales, quelles qu'elles soient, possèdent des granules noirs intracytoplasmiques : mais celles qui, sans conteste, en possèdent le plus, ce sont les cellules des tubes à bordure en brosse, où ils forment un amas supranucléaire souvent très important. De nombreux granules se voient dans la lumière des tubes ; le nombre en augmente à mesure



Figure 83. — Souris. Coupes de la région médullaire du rein. — Leschke-chlorures.

1. Diète totale. — Il n'y a pas de chlorures dans les lumières des tubes ; il n'y en a pas non plus dans les cellules des segments à bâtonnets (anse de Henle) ; seules les cellules spéciales des tubes collecteurs contiennent des chlorures, mais leur accumulation y est considérable.
 2. Injection de chlorure. — Forte accumulation de chlorures dans les espaces intertubulaires ; quelques fines granulations à la base des cellules dans les tubes à bâtonnets (anses de Henle) ; rares et fines granulations dans les cellules spéciales des tubes collecteurs. Précipités de chlorures dans les lumières des tubes.
 3. Injection d'eau. — Chlorures dans les espaces intertubulaires ; pas de chlorures dans les tubes à bâtonnets ; forte précipitation de chlorures dans les lumières des tubes collecteurs ; granulations de chlorures en faible densité dans toutes les cellules des tubes collecteurs.
- t. c. : tubes collecteurs ; t. b. : tubes à bâtonnets ; c. s. : cellules spéciales.

que l'on s'avance dans le segment, le maximum étant atteint dans la partie distale droite du tube. Les cellules de la pièce intermédiaire ne contiennent que fort peu de granulations (Fig. 83, 2). Nous n'avons

plus ici aucun des phénomènes que nous avons observés chez les témoins et plus encore chez les animaux à la diète ; il semble même que les cellules spéciales, si faciles en général à discerner grâce à leur dôme apical, aient diminué de volume. Il devient très malaisé de les séparer des cellules banales dans les préparations traitées par la méthode de Leschke : en tout cas, rien dans leur teneur en chlorures, extrêmement faible d'ailleurs, ne permet de les distinguer des autres cellules de la pièce intermédiaire. Il en est absolument de même dans le système collecteur. L'image offerte par les animaux qui ont reçu des injections de chlorures est donc, du point de vue de la répartition des granulations intracellulaires, absolument inverse de celle que présentent les animaux à la diète. Chez les premiers, les grains intracytoplasmiques se rencontrent dans les cellules des premiers segments des tubes urinaires (tube à bordure en brosse) ; chez les derniers, ils sont accumulés en majorité dans les cellules des segments distaux (en particulier dans les cellules spéciales).

Chez les animaux qui ont reçu des injections d'eau distillée, les glomérules et les tubes à bordure en brosse présentent, dans la plupart des cas, l'aspect que l'on observe chez les animaux témoins, un peu moins riche peut-être en chlorures. Il y a également des grains dans la lumière des segments de la pièce intermédiaire, tandis qu'il n'y en a presque plus dans la lumière des tubes de Bellini. En revanche, dans la plupart des cellules du segment de Schweigger-Seidel et du tube collecteur, on observe (Fig. 83, 3) des grains cytoplasmiques apicaux, avec toutefois un maximum d'accumulation dans les cellules spéciales, où les grains peuvent envahir tout le cytoplasme. Les tubes distaux rappellent donc, chez les animaux qui ont reçu des injections d'eau distillée, l'aspect présenté par ces mêmes tubes chez les animaux soumis à la diète hydrique.

L'étude du chondriome est particulièrement intéressante au niveau des cellules spéciales. Les résultats obtenus chez les animaux témoins sont ceux dont nous avons parlé au cours de notre étude morphologique (Fig. 84, 1). Chez les animaux à la diète, les préparations mitochondriales nous montrent les cellules spéciales à leur maximum de développement ; la richesse de leur chondriome est vraiment extraordinaire (Fig. 84, 3). Il s'agit de filaments épais et longs, qui s'accumulent surtout dans la région apicale des cellules, mais qui descendent très bas sur les flancs des noyaux et, dans certains cas, remplissent tout le cytoplasme d'un lacs à forte densité. La taille des cellules

est, de même, fortement accrue, tant en largeur qu'en hauteur, et la saillie qu'elles dessinent dans la lumière des tubes est considérable. Au reste, l'importance de ces divers caractères s'accroît à mesure que l'on s'avance dans les tubes et que les cellules spéciales se raréfient.



Figure 84. — Souris. Tubes collecteurs. — Dietrich-Parat-Volkonsky.

La figure montre les variations d'aspect des cellules spéciales en fonction du régime alimentaire. *c. s.* : cellules spéciales.

1. Nourriture variée. — 2. Injection de 1 cc. de chlorure à 20 %. — 3. Diète totale.

Chez les animaux qui ont reçu des injections de chlorures, l'appareil mitochondrial des cellules spéciales est très réduit (Fig. 84, 2) : il ne reste plus que de petits bâtonnets collés à la membrane apicale, et celle-ci saille bien moins dans la lumière que chez les témoins. Chez les animaux qui ont reçu des injections d'eau, l'aspect général du segment de Schweigger-Seidel et du tube collecteur est modifié. Le contraste entre cellules spéciales et cellules banales tend à disparaître : toutes les cellules possèdent maintenant un petit dôme apical. les limites latérales deviennent plus nettes et les cellules sont, en général, plus hautes que chez les témoins. L'appareil mitochondrial est presque également développé dans les cellules banales et dans les cellules

spéciales. On peut caractériser cet aspect, propre aux animaux qui ont reçu des injections d'eau, en disant que les tubes distaux de ces Souris tendent à présenter les aspects généraux des tubes distaux des Lapins et des Cobayes.

L'étude des imprégnations golgiennes chez les animaux des divers lots nous a révélé un parallélisme entre le développement du vacuome et l'accumulation des chlorures dans les cellules du tube à bordure en brosse. Les animaux qui ont reçu des injections salines présentent, en effet, des imprégnations beaucoup plus riches des cellules à bordure en brosse qu'il ne s'en trouve chez les témoins. Le nombre des va-

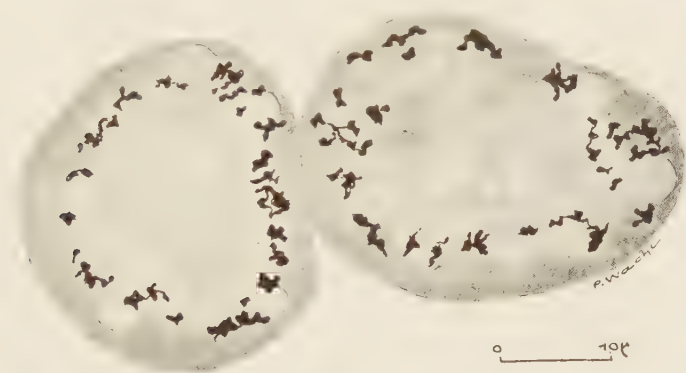


Figure 85. — Souris. Tubes à bordure en brosse. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

La figure montre le développement des éléments vacuolaires après injection de 1 cc. de chlorure à 20 %. L'imprégnation met en évidence des dictyosomes formés aux dépens de vacuoles ayant légèrement diffusé. Comparer avec les images obtenues chez l'animal témoin : voir tube n° 1 de la figure 82.

cuoles est plus grand et elles sont plus volumineuses ; elles conservent leur localisation latérale et supranucléaire qui coïncide avec le lieu d'accumulation des granules de chlorures (Fig. 85). Nous savons que les cellules spéciales ont la propriété de se noircir d'une façon diffuse par la technique de da Fano (OKKELS, 1928). Ce noircissement est particulièrement intense au niveau du segment de Schweigger-Seidel ; il est toujours moins important au niveau du tube collecteur chez les animaux témoins. Chez les animaux à la diète, le noircissement des cellules spéciales atteint son maximum ; il s'étend à toutes les cellules spéciales des tubes collecteurs et des tubes de Bellini de la moelle. Le vacuome est alors formé de nombreux dictyosomes

juxtanucléaires, la masse apicale distendue apparaissant creusée d'alvéoles claires sur un fond gris foncé. Chez les animaux qui ont reçu des injections de chlorures, le noircissement des cellules spéciales se limite à celles du segment de Schweigger-Seidel ; les cellules spéciales des tubes collecteurs et des tubes de Bellini ne se distinguent plus des cellules banales et leur vacuome lui-même se réduit à deux ou trois dictyosomes juxtanucléaires. Chez les animaux qui ont reçu des injections d'eau distillée, nous retrouvons l'aspect des animaux à la diète ; toutes les cellules spéciales noircissent, mais leur vacuome n'est guère plus développé que celui des cellules banales claires. Il s'agit seulement de quelques dictyosomes supranucléaires.

II. — CAS DU COBAYE

Nous avons suivi le même plan général que pour l'étude du rein de Souris ; seules les doses d'injections ont été modifiées. Nous avons pratiqué des injections intrapéritonéales de 5 cc. d'une solution de ClNa à 10 % et à 20 % et des injections intraveineuses de 1,5 cc. de ClNa à 20 %. Les injections d'eau distillée ont été de 10 cc.

Les images fournies par les glomérules et les tubes à bordure en brosse sont tout à fait comparables à celles que nous avons observées chez la Souris : l'accumulation maxima s'observe dans les cellules à bordure en brosse des animaux qui ont subi les plus fortes injections de chlorures. Les grains peuvent former de grosses masses apicales ; de même, les précipités apparaissant dans la lumière des tubes distaux sont maxima à la fin de la branche ascendante de l'anse de Henle et dans la lumière des tubes collecteurs corticaux. On en voit toujours beaucoup moins dans la lumière des tubes de Bellini et dans les papilles. Mais les phénomènes intracellulaires sont, au niveau du segment de Schweigger-Seidel et du tube collecteur cortical, différents de ce que nous avons vu chez la Souris. L'accumulation intracytoplasmique des chlorures est toujours maxima chez les animaux à la diète ; mais elle ne se limite jamais aux seules cellules spéciales qui, nous le savons, sont cytologiquement bien moins différenciées que chez la Souris. L'accumulation de chlorures est, en effet, générale pour toutes les cellules d'un même niveau du tube : maxima au niveau du segment de Schweigger-Seidel, elle décroît dans le tube collecteur pour devenir très restreinte dans les cellules du tube de Bellini. Elle se continue néanmoins dans toutes les cellules du tube de Bellini chez

les animaux à la diète hydrique et chez ceux qui ont subi des injections d'eau distillée. Chez les animaux à la diète totale, on observe encore, dans le cytoplasme apical des cellules des papilles, des granules de chlorure d'argent réduit.

La localisation, dans les tubes distaux, des grains intracellulaires est, en général, supranucléaire ; toutefois, chez les animaux à la diète, les cellules du segment de Schweigger-Seidel peuvent en être complètement remplies, les cellules spéciales semblant au surplus légèrement plus riches que les autres. Chez les animaux qui ont reçu des injections de chlorures, toutes les cellules rénales, quelles qu'elles soient, possèdent des granules intracytoplasmiques ; mais les cellules des segments distaux en possèdent beaucoup moins que celles des Cobayes des autres lots. Il s'agit seulement de granulations collées sous la membrane apicale des cellules, aussi bien dans les cellules spéciales que dans les autres.

L'étude cytologique des cellules rénales ne nous révèle que très peu de modifications du fait des injections de chlorures ou de la diète. La seule chose que l'on puisse observer est une fuchsinophilie maxima du chondriome des cellules du segment de Schweigger-Seidel et du tube collecteur chez les animaux à la diète. C'est chez ces mêmes animaux que le contraste entre les deux catégories d'éléments cellulaires est le plus grand ; les cellules spéciales se distinguent encore assez facilement tout le long du tube collecteur dans sa partie corticale. D'une manière générale, le chondriome des cellules des tubes distaux est formé de filaments plus longs et plus nombreux chez les animaux à la diète que chez les autres ; mais nous n'avons jamais observé les mêmes variations importantes qui nous avaient frappé chez la Souris. Un autre fait contribue à différencier le cas des Cobayes de celui des Souris. Chez certains Cobayes, nous avons observé des granules de chlorures intracytoplasmiques dans les cellules de la branche ascendante de l'anse de Henle : il s'agit d'ailleurs de granulations extrêmement fines que l'on ne rencontre que chez les animaux soumis à la diète hydrique et chez ceux qui ont reçu des injections de chlorures.

Dans les cellules à bordure en brosse, les techniques d'imprégnation golgienne ne nous ont révélé que peu de variations du vacuome. Nous avons cependant constaté chez les animaux qui ont reçu des injections de chlorures que le vacuome était plus abondant et s'imprégnait plus franchement en noir que chez les témoins et les animaux à la diète. De plus, au-dessus du vacuome proprement dit, toujours para-

équatorial, s'étagent des grains, partiellement imprégnés ou non, qui remplissent souvent l'apex des cellules et qui ont, par conséquent, la même localisation que les granules noirs mis en évidence par la technique de Leschke. Chez le Cobaye, on l'a vu d'autre part, les cellules spéciales des animaux témoins présentent une argentophilie diffuse assez faible qui permet toutefois de les distinguer aisément des cellules banales : au demeurant, elles ne sont pas aussi fortement brunies les unes que les autres. Chez les animaux à la diète, le cytoplasme de la plupart des cellules spéciales est très foncé : à l'intérieur de cette masse sombre, on peut quand même discerner les éléments du vacuome, lequel est constitué de dictyosomes juxta-nucléaires au-dessus desquels apparaissent de nombreux grains partiellement imprégnés. Chez les animaux qui ont reçu des injections de chlorures, il devient tout à fait impossible de distinguer les cellules spéciales. Leur cytoplasme, en effet, comme celui des cellules banales, demeure parfaitement clair : en revanche, le vacuome, constitué dans toutes les cellules de nodosités juxta-nucléaires et de petits grains apicaux (qui coïncident avec les grains de chlorures), donne une première impression de richesse grâce au fond cytoplasmique très clair, avec lequel l'ensemble vacuolaire présente un contraste violent.

III. — CAS DE LA GRENOUILLE

Les Grenouilles vertes qui ont servi à nos expériences ont été réparties en six lots :

1^{er} Lot : Grenouilles nourries avec des vers de farine.

2^e Lot : Grenouilles mises à la diète hydrique pendant 3 ou 4 jours avant la fixation.

3^e Lot : Grenouilles du premier lot sacrifiées 15 minutes après injection intrapéritonéale de 2 cc. d'une solution de ClNa à 20 % dans l'eau distillée.

4^e Lot : Même procédé, mais injection de 4 cc. de la même solution.

5^e Lot : Grenouilles du premier lot sacrifiées 15 minutes après injection intrapéritonéale de 2 cc. d'eau distillée.

6^e Lot : Même procédé, mais injection de 4 cc. d'eau distillée.

Nous nous sommes efforcé, on le voit, de suivre un plan d'étude analogue à celui que nous avons adopté pour les Mammifères. Malheureusement, les quatre jours de diète que nous avons fait subir à nos Grenouilles ne nous ont pas fourni de résultats comparables à

ce que nous avons obtenu en 48 heures chez les Mammifères ; certaines Grenouilles avaient, en effet, l'estomac plein de vers de farine au moment de la mise à la diète. Nous devons donc considérer nos animaux du deuxième lot non pas comme à la diète, mais simplement comme des animaux un peu moins nourris que les autres. Les résultats seraient, à coup sûr, plus complets si l'on conservait bien plus longtemps les animaux à la diète et au sec. Tels qu'ils sont, les résultats que nous avons obtenus méritent d'être mentionnés.

Chez les Grenouilles de tous les lots, la technique de Leschke met en évidence, comme chez les Mammifères, des granulations noires dans les mailles des glomérules, les espaces intertubulaires et les vaisseaux sanguins. La densité de ces granulations est naturellement maxima chez les animaux qui ont reçu les plus fortes injections de chlorures : elle est minima chez ceux qui sont restés à la diète. En revanche, on n'aperçoit que de très rares granulations dans la lumière

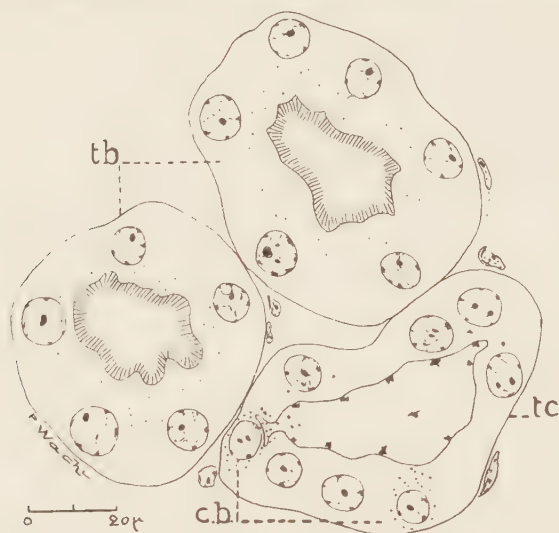


Figure 86. — Grenouille à la diète. Coupe de tubes urinaires. — Leschke-chlorures.

Très fines granulations de chlorures dans la région supranucléaire des cellules à bordure en brosse. Précipitation de chlorures dans la lumière des tubes collecteurs ; granulations de chlorures dans le cytoplasme et le canalicule interne des cellules bordantes.
t. b. : tube à bordure en brosse ; *t. c.* : tube collecteur ; *c. b.* : cellule bordante.

de la capsule de Bowmann, même après de fortes injections de chlorures ; mais, dans ce dernier cas, on peut observer des granulations,

d'ailleurs en quantité assez faible, dans les lumières des segments à bâtonnets et dans celles des tubes collecteurs. Il est probable que les temps de 15 minutes après injection, favorables à l'observation chez les Mammifères, sont trop courts chez les Amphibiens et qu'à ce moment le phénomène sécrétoire ne fait que de commencer. Dans les cellules des tubes à bordure en brosse, on observe des granulations noires qui forment un ruban festonné épinucléaire : ce ruban est constitué de très fines granulations chez nos animaux à la diète (Fig. 86. *t. b.*)

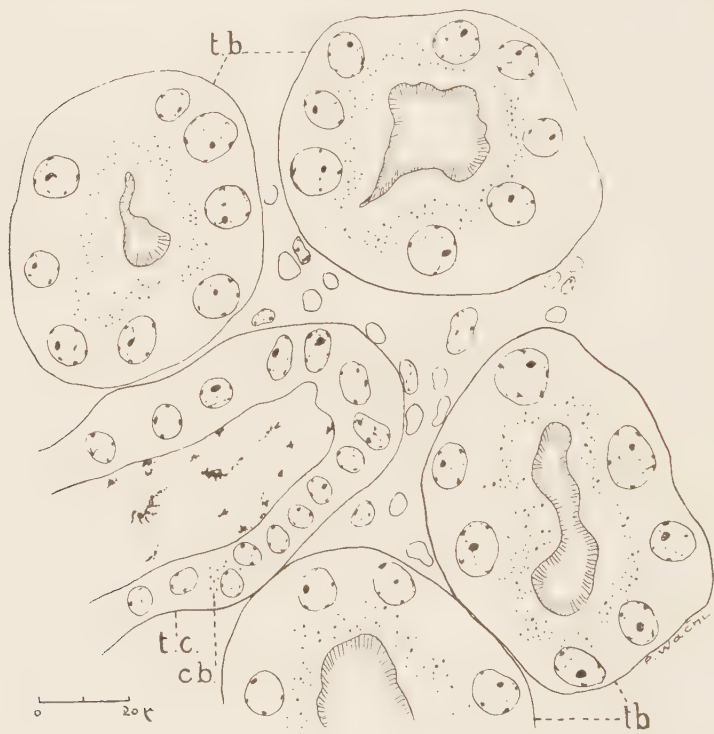


Figure 87. — Grenouille témoin. Coupe de tubes urinaires. — Leschke-chlorures.

Nombreuses granulations dans la région supranucléaire des cellules à bordure en brosse. Précipitation de chlorures dans la lumière des tubes collecteurs. Granulations de chlorures dans le cytoplasme d'une cellule bordante.

t. b. : tube à bordure en brosse ; *t. c.* : tube collecteur ; *c. b.* : cellule bordante.

et offre un ensemble d'une faible densité. Chez les animaux des 3^e et 4^e lots, au contraire, le ruban, toujours épinucléaire, est formé d'un très grand nombre de grosses granulations, qui constituent, par

conséquent, un ensemble de très forte densité (Fig. 88, *t. b.*). De plus, chez ces animaux, tout le fond cytoplasmique est uniformément rempli de granulations extrêmement fines, qui témoignent donc d'une richesse particulière du cytoplasme en chlorures diffus. Il convient de noter que cette diffusion massive caractérise le tube à bordure en brosse et que, dans aucun cas, nous n'avons vu un tel phénomène à un autre niveau. Chez les témoins et les animaux à la diète, les segments à bâtonnets ne contiennent que de rares granulations intracellulaires : chez les animaux des 3^e et 4^e lots, au contraire, les cellules à bâtonnets contiennent des granulations collées sous la membrane apicale des cellules. Chez les animaux des 3^e et 4^e lots, on n'observe, dans les cellules du tube collecteur, que de très rares granulations intracytoplasmiques (Fig. 88, *t. c.*) ; on en observe, au contraire, une quantité



Figure 88. — Grenouille, injection de 4 cc. de chlorure à 20 %. Coupe de tubes urinaires. — Leschke-chlorures.

Les cellules à bordure en brosse sont remplies de très fines granulations de chlorures qui forment un fond gris. On remarque une région d'accumulation maxima des fines granulations, correspondant à la zone de Golgi. Dans cette même région, des granulations de grosse taille représentent la précipitation totale du contenu vacuolaire. Précipitation de chlorures dans la lumière des tubes collecteurs. Quelques très rares granulations dans les cellules des tubes collecteurs, en particulier dans les cellules bordantes.

t. b. : tube à bordure en brosse ; *t. c.* : tube collecteur ; *c. b.* : cellule bordante.

beaucoup plus importante chez les animaux témoins (Fig. 87, *t. c.*), et surtout chez ceux qui ont été maintenus à la diète (Fig. 86, *t. c.*)

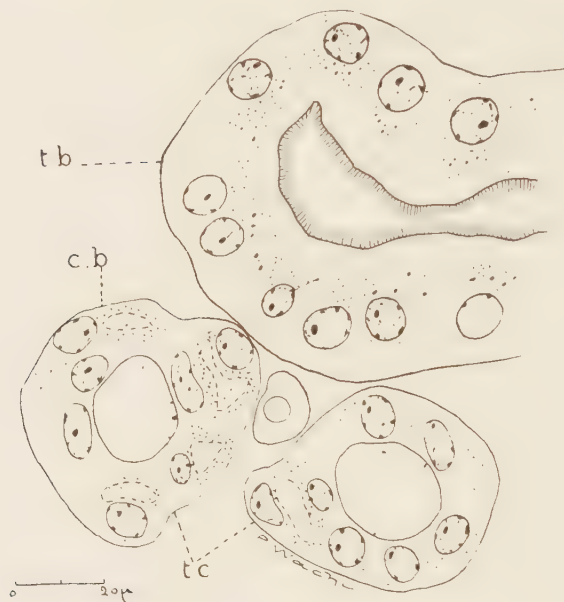


Figure 89. — Grenouille, injection de 4 cc. d'eau. Coupe de tubes urinaires. — Leschke-chlorures.

L'aspect des tubes à bordure en brosse est, en moins intense, le même que dans le cas de la figure 88. Le nombre et la densité des granulations sont cependant moins importants. Faible précipitation de chlorures dans la lumière des tubes collecteurs. Forte accumulation de chlorures dans le cytoplasme des cellules bordantes, particulièrement au voisinage de la vésicule centrale, c'est-à-dire dans la zone des vacuoles.

t. b. : tube à bordure en brosse ; t. c. : tube collecteur ; c. b. : cellule bordante.

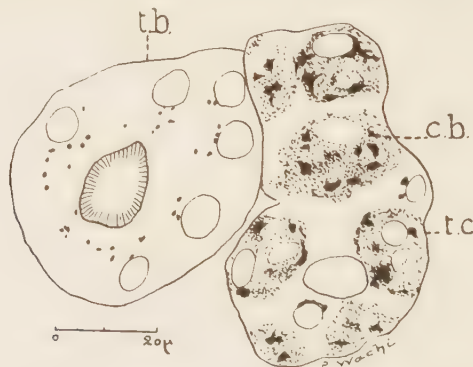


Figure 90. — Grenouille à la diète. Coupe de tubes urinaires. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

Petites vacuoles électivement imprégnées en faible densité dans les cellules à bordure en brosse. Les cellules bordantes des tubes collecteurs ont leur cytoplasme fortement teinté par l'argent ; on observe de grosses nodosités d'origine vacuolaire, au voisinage des noyaux et des vésicules centrales.

t. b. : tube à bordure en brosse ; t. c. : tube collecteur ; c. b. : cellule bordante.

ou qui ont subi des injections aqueuses (Fig. 89, *t. c.*). Une observation attentive de ces phénomènes nous révèle que les granules se localisent presque exclusivement dans les cellules bordantes, au voisinage de leur canalicule intracellulaire (Fig. 86, 87, 88, 89, *c. b.*). Cette localisation, et le fait que le maximum d'accumulation de ces éléments est atteint chaque fois que l'accumulation est minima dans les cellules-

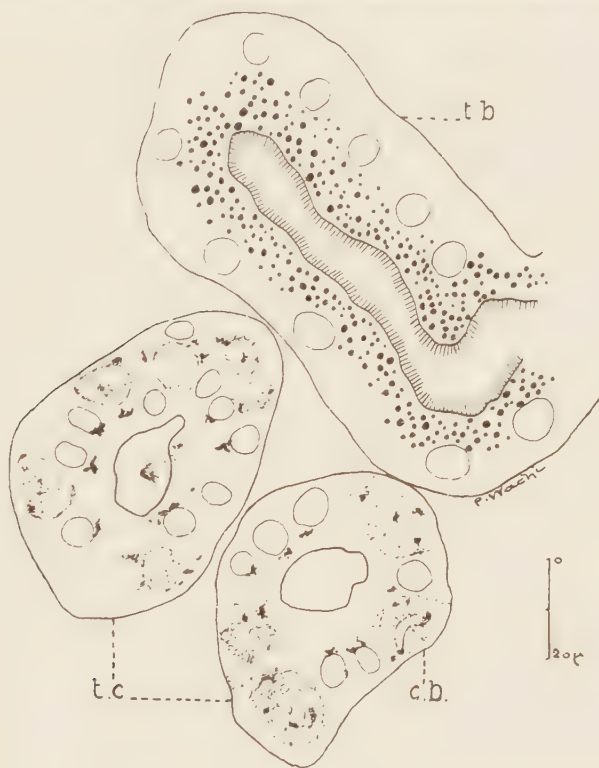


Figure 91. — Grenouille, injection de 4 cc. de chlorure. Coupe de tubes urinaires. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

Importance considérable du vacuome dans les cellules à bordure en brosse ; les vacuoles, souvent de forte taille, occupent toute la région supranucléaire. Le fond cytoplasmique des cellules bordantes est moins fortement teinté que chez les animaux à la diète ; les vacuoles sont moins grosses.

t. b. : tube à bordure en brosse ; *t. c.* : tube collecteur ; *c. b.* : cellule bordante.

à bordure en brosse, nous autorisent à rapprocher, au moins physiologiquement, les cellules bordantes des cellules spéciales des Mammifères. Il est probable que si nous avions imposé un plus long jeûne à nos animaux, les résultats auraient encore été plus frappants.

L'étude des imprégnations métalliques golgiennes nous a prouvé l'absolue identité d'aspect du vacuome avec le ruban festonné que constituent, dans les cellules à bordure en brosse, les granulations de chlorure d'argent réduit. Il s'agissait donc là de précipitations de chlorures intravacuolaires. Chez les animaux des divers lots, l'évolution du vacuome dans les cellules à bordure en brosse est d'ailleurs, en tous points, parallèle à celle du ruban épinucléaire formé par les grains de chlorures (Fig. 90, 91, 92, *t. b.*). Constatons, de plus, la richesse particulière du vacuome des cellules à bâtonnets chez les animaux qui ont subi des injections de chlorures et qui possèdent des granules de chlorures apicaux. Il s'agit, là encore, d'une localisation intravacuolaire évidente. L'imprégnation des cellules bordantes est la plus dense chez les animaux à la diète (Fig. 90, *c. b.*) et chez les animaux qui ont reçu

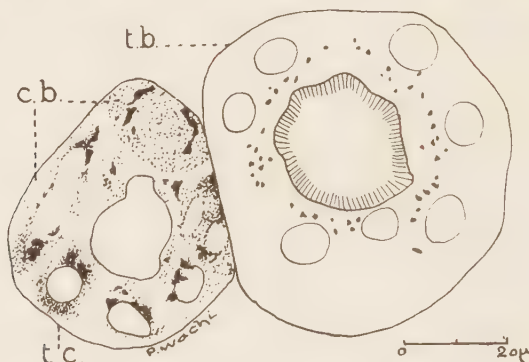


Figure 92. — Grenouille, injection de 4 cc. d'eau. Coupe de tubes urinaires. — Imprégnation à l'argent (da Fano).

Dans les cellules à bordure en brosse, on observe un vacuome supranucléaire ; l'aspect du tube collecteur est le même que chez les animaux à la diète : cellules bordantes très foncées ; grosses nodosités juxtanucléaires et périvésiculaires.

t. b. : tube à bordure en brosse ; *t. c.* : tube collecteur ; *c. b.* : cellule bordante.

des injections d'eau (Fig. 92, *c. b.*) ; elle est minima chez les animaux qui ont reçu des injections de chlorures (Fig. 91, *c. b.*).

IV. — CAS DE LA LIMACE

Nous avons essayé de pratiquer des injections de solutions de CINa sur des Limaces rouges ; mais ces animaux ne supportent pas d'injections de sel, fût-ce à faible dose, et nous avons dû nous borner à

appliquer la technique de Leschke chez des animaux fraîchement récoltés et en excellent état, ainsi que chez des animaux qui avaient été conservés à la diète totale pendant 5 jours.

Chez les animaux témoins, on met en évidence de nombreuses granulations dans les lacunes sanguines ; on observe également des granulations intracytoplasmiques dans les cellules du corps de Bojanus. Leur localisation semble correspondre à celle du vacuome mis en évidence par les techniques golgiennes. Dans la vésicule apicale, on observe de même des granulations qui viennent précipiter à la surface des parois et de la grosse concrétion qui, pour sa part, demeure généralement claire. La quantité des précipités intravésiculaires varie en raison inverse de la taille des vésicules ; ce qui était à prévoir, la concentration des produits en solution dans la vésicule étant évidemment d'autant plus faible que la vésicule est plus grande, c'est-à-dire plus gorgée d'eau. Chez les animaux à la diète totale depuis 5 jours, il ne subsiste plus que de très rares granulations dans la plupart des lacunes sanguines ; les vésicules apicales sont assez petites et, par là même, assez concentrées, et les précipités sont nombreux à la surface des parois et de la concrétion interne. En revanche, il existe moins de granulations intracytoplasmiques que chez les témoins.

V. — CONCLUSIONS

L'existence d'un seuil pour l'excrétion rénale des chlorures pose le problème d'une résorption possible de ces sels par les cellules des canalicules urinaires. Remarquons que l'existence d'une telle résorption, si elle est démontrée, n'implique pas pour autant l'impossibilité d'une sécrétion saline par d'autres cellules des tubes rénaux. Nos expériences sur la Souris, le Cobaye et la Grenouille nous ont démontré que les cellules du tube à bordure en brosse contenaient toujours des granulations de chlorure d'argent réduit. Il s'agit de savoir si ces chlorures résultent d'une résorption tubulaire, comme le prétend DEFRISE (1927), ou s'ils sont, au contraire, destinés à être excrétés par les cellules dans la lumière du tube. Notons à ce sujet que si la filtration des chlorures à travers la paroi des glomérules est certaine, elle se tient, en général, au-dessous de la limite inférieure de sensibilité, c'est-à-dire du seuil de la réaction de Leschke. Les lumières des capsules contiennent quand même toujours moins de granulations que les espaces intertubulaires, les glomérules et les vaisseaux sanguins.

Nous avons, d'autre part, constaté, surtout dans les cas d'injections salines, que les granules apparaissent dans les lumières des tubes à bordure en brosse et que la densité de ces grains s'accroît à mesure que l'on s'avance dans le tube, en s'éloignant par conséquent du glomérule. Deux hypothèses peuvent seules expliquer ce phénomène : ou bien il y a eu enrichissement du contenu tubulaire du fait d'une sécrétion de chlorures par les cellules de revêtement : ou bien il y a eu simplement résorption d'eau à ce niveau. Une résorption d'chlorures ne paraît pas cadrer avec les faits. S'il y a eu simple résorption d'eau, on peut se demander ce que signifie l'accumulation de chlorures dans les cellules à bordure en brosse. D'autre part, nous avons constaté que la richesse en chlorures du contenu des cellules était d'autant plus grande que le taux des chlorures dans le sang était plus fort (maximum après les injections de chlorures). Si l'on veut interpréter les images d'accumulation intracellulaire à ce niveau comme des figures de résorption, un tel phénomène serait en opposition complète avec la théorie et avec l'existence même d'un seuil, existence qui exige que la résorption diminue lorsque le taux du sel dans le sang augmente et vient à dépasser le seuil. Ces considérations histophysiologiques sont donc nettement en faveur d'une sécrétion des chlorures par les cellules à bordure en brosse. Rappelons également le fait, déjà exposé à propos de l'urée, de la polarité cytologique de ces cellules, qui les classe nettement dans la catégorie des cellules glandulaires. La structure des cellules, en accord avec le résultat de nos expériences, permet d'attribuer à ces éléments un rôle de sécrétion aussi bien pour les chlorures que pour l'urée. Les chlorures extraits du sang par les cellules vont s'accumuler dans le vacuome où ils atteignent parfois une concentration élevée. L'importance de ce vacuome, comme sa richesse en chlorures, sont proportionnelles à la richesse du milieu intérieur ; les chlorures sont ensuite sécrétés dans la lumière du tube. Chez les Batraciens, nous avons même pu mettre en évidence, dans le cas de fortes injections en chlorures, d'une part des chlorures diffus dans le cytoplasme, de l'autre des chlorures en solution dans les vacuoles et accumulés à une concentration plus forte avant d'être excrétés. Il est très probable qu'il en est ainsi dans tous les cas, mais qu'en général la concentration des chlorures diffus se tient au-dessous du seuil de sensibilité de la réaction de Leschke.

Tout autres sont les conclusions que nous allons tirer de l'étude

des images d'accumulation intracytoplasmiques décelées dans les cellules des tubes distaux. Constatons d'abord que nos expériences confirment les divers résultats déjà obtenus par les auteurs en faveur d'une résorption d'eau au début de la pièce intermédiaire (segment à bâtonnets). Notons aussi que l'accumulation des grains de chlorures dans les lumières se produit au maximum à l'extrémité de ce segment ; ce qui ne peut s'expliquer par une nouvelle sécrétion puisque, dans la grande majorité des cas, les cellules du tube à bâtonnets ne contiennent pas de chlorures (il ne s'en trouve jamais, par exemple, chez la Souris). Toutefois, chez le Cobaye et la Grenouille, nous avons eu occasion d'observer des granulations intracellulaires. S'agit-il d'une sécrétion, comme nous en avons constaté une pour l'urée ? S'agit-il d'une résorption ? Le fait qu'il n'existe pas de granulations intracytoplasmiques dans les cellules à bâtonnets chez les Grenouilles à la diète ne plaide pas en faveur de la seconde hypothèse. Il est possible néanmoins que le tube à bâtonnets, dont la double polarité fonctionnelle est évidente (sécrétion d'urée, résorption d'eau), manifeste parfois une double polarité pour les chlorures et qu'il soit susceptible tantôt de sécréter des chlorures, tantôt d'en réabsorber. Dans ce dernier cas, il s'agit peut-être d'un simple phénomène de diffusion. Quoi qu'il en soit, les résultats de nos expériences ne sont pas assez probants pour que l'on puisse apporter à ce sujet autre chose qu'une hypothèse. Ce qui, en revanche, est certain, c'est que l'accumulation de granules intratubulaires, maxima au début du segment de Schweigger-Seidel, diminue peu à peu dans le tube collecteur pour devenir assez faible en général dans le tube de Bellini. Un tel phénomène ne peut s'expliquer que par une résorption active de chlorures ou par une nouvelle sécrétion aqueuse dont l'effet viendrait détruire celui de la résorption préalable dans le segment à bâtonnets. Mais les images d'accumulation de chlorures que nous avons obtenues dans le cytoplasme des cellules spéciales chez la Souris et la Grenouille, justement dans les cas de diète ou d'injections aqueuses, la non accumulation dans les cas d'injection de chlorures, viennent confirmer l'hypothèse de la résorption des chlorures dans ce segment du fait des cellules spéciales. Remarquons, d'autre part, que la structure cytologique de ces éléments, à polarité cellulaire exactement inverse de celles des cellules à bordure en brosse et des cellules glandulaires en général (chondriome apical), le fait que l'apex et le chondriome qui y est contenu prennent un développement considérable lorsque l'accumu-

lation de chlorures est maxima (cas de la diète totale), sont autant de preuves nouvelles à l'appui de notre thèse. Chez le Cobaye, les cellules spéciales sont peu développées : en revanche, les cellules banales sont plus volumineuses que chez la Souris. On constate alors que toutes les cellules des tubes distaux possèdent les propriétés de résorption qui semblent dévolues presque exclusivement aux seules cellules spéciales chez la Souris et la Grenouille. Remarquons aussi que, chez les Mammifères herbivores (Lapin et Cobaye), les cellules des tubes de Bellini et des papilles possèdent une polarité chondriosomique comparable à celle des cellules spéciales, mais inverse de celle des cellules à bordure en brosse.

Nous sommes ainsi amené à concevoir l'excrétion des chlorures chez les Vertébrés de la manière suivante : les chlorures passent en faible partie à travers le filtre glomérulaire, mais ils sont sécrétés principalement par le tube à bordure en brosse. Les chlorures pénètrent d'une façon diffuse dans les cellules et leur concentration à l'état diffus est probablement inférieure à celle qu'ils possèdent dans le milieu sanguin environnant : mais ils sont ensuite accumulés dans les vacuoles (à une forte concentration chez les Batraciens) et éliminés dans le tube. Les chlorures subissent une concentration dans la lumière des tubes rénaux par suite d'une résorption d'eau au début de la pièce intermédiaire (segment à bâtonnets) : ils se trouvent probablement alors à une concentration plus forte que celle qu'ils ont dans le milieu sanguin. De ce fait, ils sont en partie réabsorbés pendant leur passage dans la deuxième partie du segment intermédiaire et dans les tubes collecteurs. Cette résorption, que facilite certainement la résorption aqueuse préalable, s'effectue surtout par les « *cellules spéciales* », lorsque celles-ci offrent une surface d'échange suffisante et un appareil mitochondrial développé (cas des Souris et des Grenouilles) : elle est le fait de toutes les cellules des tubes distaux lorsque (cas du Cobaye) les cellules spéciales ne sont ni assez nombreuses ni assez différenciées pour assurer, à elles seules, la fonction de résorption et lorsque les cellules banales sont assez développées pour être capables d'un certain travail de résorption. Dans ce cas, cette activité de résorption peut gagner les portions terminales des tubes de Bellini et même les cellules des papilles.

Les phénomènes d'accumulation de chlorures chez la Limace sont visibles dans les cellules du corps de Bojanus, c'est-à-dire dans des cellules à bordure en brosse. Les chlorures extraits des lacunes san-

guines sont accumulés par les vacuoles. Ici, le processus se complique en raison de l'existence dans les cellules d'une vésicule apicale. Les vacuoles qui contiennent les chlorures et les autres substances d'excrétion viennent se déverser dans la vésicule, où les chlorures demeurent en solution, tandis que d'autres substances se séparent sous l'aspect d'une concrétion centrale. L'extraction des chlorures du sang se ralentit ou même s'arrête lorsque le taux des chlorures baisse dans le sang. S'il se produit chez ces animaux un phénomène de résorption, il est extérieur au corps de Bojanus.

TROISIÈME PARTIE

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

THÉORIES SUR LA SÉCRÉTION RÉNALE

Les résultats obtenus par nos expériences sur la sécrétion de l'urée et des chlorures nous permettent de mettre en valeur l'importance du rôle sécrétoire du premier segment du tube urinaire, le tube à bordure en brosse. L'étude morphologique du rein, dans la série des Vertébrés et chez les quelques types d'Invertébrés que nous avons examinés, nous avait déjà, en de multiples occasions, fourni des images indubitables de sécrétion au niveau de ce segment (Pigeon, Couleuvre, labyrinthe vert de l'Ecrevisse, corps de Bojanus de la Limace, tube de Malpighi du Dytique). Les résultats obtenus par de nombreux auteurs au moyen des substances étrangères, et notamment au moyen des colorants acides diffusibles, témoignaient également en faveur de cette sécrétion. Il n'en restait pas moins intéressant de rechercher directement le comportement des constituants normaux de l'urine. L'existence d'au moins deux catégories de substances, les unes sans seuil (ou à seuil très bas), les autres avec seuil (ou à seuil élevé), autorisait à supposer plusieurs modes différents de sécrétion pour les substances diffusibles. Nous n'avons pas envisagé le problème de la sécrétion de l'acide urique et des urates, bien que nous ayons obtenu des images morphologiques qui accusent une sécrétion de ces substances. Les recherches histophysiologiques de nombreux auteurs, et, en dernier lieu, celles de GÉRARD et CORDIER, ont en effet prouvé que l'acide urique et les urates étaient sécrétés par le tube à bordure en brosse et qu'à cette sécrétion venait s'ajouter une filtration glomérulaire. Les recherches plus anciennes sur la sécrétion de l'urée avaient

déjà abouti à des résultats analogues ; mais il pouvait être important de prouver que les images histochimiques que l'on connaissait de l'urée dans les cellules des tubes à bordure en brosse ne correspondaient pas à une résorption. Nous avons repris ces expériences en modifiant artificiellement le taux de l'urée dans le sang et en contrôlant l'une par l'autre deux méthodes techniques différentes. Nos résultats confirment ceux des précédents auteurs : l'urée excrétée par le rein n'est due que pour une faible part à la filtration glomérulaire ; elle est due surtout à l'activité sécrétoire du tube à bordure en brosse. Cette activité se marque par une extraction de l'urée sanguine suivant un mécanisme inconnu, dans lequel le chondriome basal joue certes un rôle, et par une accumulation dans des vacuoles que suit une élimination dans la lumière du tube. De plus, le segment à bâtonnets (début de la pièce intermédiaire) participe fréquemment à la sécrétion lorsque le taux de l'urée dans le sang s'atteste particulièrement élevé. C'est d'abord la partie corticale (partie distale du segment), voisine des tubes à bordure en brosse et soumise à la même irrigation sanguine, puis la partie médullaire (partie proximale du segment) qui entrent successivement en action, accusant ainsi les possibilités sécrétoires de toutes les cellules qui possèdent un chondriome basal particulièrement développé.

La recherche de la localisation des chlorures, substance à seuil élevé, s'affirmait particulièrement intéressante du fait d'une résorption possible le long du tube urinaire. Nos recherches, confirmant les résultats antérieurs de LESCHKE, nous ont révélé un mécanisme sécrétoire assez comparable à celui de l'urée : filtration glomérulaire, mais surtout sécrétion par les cellules à bordure en brosse. Là aussi, le rôle du vacuome s'affirme prépondérant dans l'accumulation des chlorures préalablement diffus dans le cytoplasme des cellules. Nos recherches nous ont démontré, en outre, l'existence indubitable d'un processus de résorption dû à l'activité des segments distaux du tube urinaire (pièce intermédiaire et tubes collecteurs). La résorption aqueuse opérée par le segment à bâtonnets (début de la pièce intermédiaire), connue depuis longtemps, récemment précisée par les expériences de GÉRARD et CORDIER (1932) et confirmée par nos résultats, doit, semble-t-il, précéder la résorption possible de substances dissoutes. Cette dernière est due, le plus souvent, aux cellules spéciales dont nous avons démontré la polarité inverse de celle des cellules à bordure en brosse. Chez certains animaux, enfin, toutes les cellules du

segment de Schweigger-Seidel et des tubes collecteurs possèdent cette polarité spéciale et, grâce à un appareil mitochondrial suffisant, participent à la résorption des chlorures.

On sait, depuis les récents travaux de GÉRARD et CORDIER, que les substances colloïdales sont réabsorbées au niveau du tube à bordure en brosse. Cette « athrocytose », ou même phagocytose, dans certains cas, n'a rien à voir avec la résorption physiologique des substances diffusibles qui ne nous semble pas possible au niveau du premier segment. Certains de nos résultats morphologiques chez les animaux normaux doivent très probablement être rattachés au phénomène d'athrocytose découvert par GÉRARD et CORDIER. Nous citerons : l'accumulation de graisses neutres dans la portion distale et rectiligne des tubes à bordure en brosse chez beaucoup de Chiens adultes et chez tous les Chiens au moment de la naissance ; — très probablement aussi l'accumulation de substances protéiques dans les tubes à bordure en brosse vers la fin de la vie larvaire chez l'Alyte (résultats comparables à ceux obtenus par DAWSON au moyen de l'encre de Chine), et de même au cours de l'hibernation chez beaucoup de Batraciens. Le phénomène se complique encore chez ces derniers d'une accumulation vacuolaire de produits qui proviennent du sang et dont l'élimination dans la lumière du tube a été provisoirement arrêtée.

*
* *

En conclusion de cette étude, il semble à propos de confronter nos résultats avec les nombreuses théories sur la sécrétion rénale. Nous ne citerons pas ici toutes celles qui ont été proposées par les divers auteurs. On peut facilement les répartir en trois groupes, suivant qu'elles attribuent tout le rôle sécrétoire aux seuls tubes urinaires, au glomérule et aux tubes, ou qu'elles ne reconnaissent aux tubes rénaux qu'un rôle de résorption.

1^{er} Groupe. — *Théories ne faisant jouer qu'au seul tube urinaire un rôle dans la sécrétion.*

LAMY et MAYER (1906), LAMY, MAYER et RATHERY (1906), MAYER et RATHERY (1909), considèrent le glomérule comme un simple organe pulsatile, une « sorte de cœur périphérique » qui bat continuellement à l'extrémité du tube urinifère et qui pousse le liquide dans les tubes en

surmontant le frottement et l'attraction capillaires. Il n'est d'ailleurs pas indispensable, ainsi qu'on le voit chez les Lophobranches. Seuls les tubes urinaires accomplissent un travail actif, variable et électif. MAYER et RATHERY (1909), au cours d'une étude d'ensemble sur l'histophysiologie de la sécrétion urinaire chez les Mammifères, constatent que les modifications de structure résultant de la sécrétion sont surtout prononcées au niveau des tubes à bordure en brosse. Le mérite de cette théorie est de mettre en valeur la fonction motrice du glomérule, qui est incontestable. Il ne semble pourtant pas possible de refuser tout rôle filtrant au glomérule : mais ces auteurs, en affirmant le rôle glandulaire du tube à bordure en brosse (ce qui évite de faire du rein un appareil différent en totalité des autres glandes de l'organisme) ont certainement raison. Sur ce point, leurs résultats concordent avec ceux que nous avons obtenus au niveau du même segment. Théorie néanmoins insuffisante, en ce qu'elle n'explique pas tous les faits, ceux de la résorption en particulier que nous avons observés au niveau du tube urinaire, non plus que les phénomènes d'athrocytose découverts par GÉRARD et CORDIER.

2^e Groupe. — *Théories admettant un partage du rôle sécrétoire entre le glomérule et les tubules.*

C'est à ce groupe qu'appartient la première théorie proposée pour expliquer le fonctionnement de l'appareil rénal : elle est due à BOWMANN (1842). Pour cet auteur, l'eau et les sels minéraux filtreraient à travers la membrane glomérulaire tandis que les substances organiques telles que l'urée et l'acide urique seraient sécrétées par les cellules des parois tubulaires. HEIDENHAIN (1883) admet comme BOWMANN l'existence d'une filtration glomérulaire de l'eau et des sels. Le glucose traverserait également dans la majorité des cas la membrane du glomérule ; il serait toutefois susceptible d'être sécrété avec l'eau par les cellules des tubes rénaux.

Les adversaires des théories de BOWMANN et de HEIDENHAIN ont reproché à ces auteurs de faire intervenir, pour expliquer la sélection des substances du sang par les cellules rénales, un phénomène d'activité « vitale » évidemment hypothétique.

3^e Groupe. — *Théories ne reconnaissant aux tubes rénaux qu'un rôle de résorption.*

La plus ancienne de ces théories est celle de LUDWIG (1844). Cet

auteur admettait qu'au niveau des capsules filtrent tous les constituants du plasma, excepté les protéines. Dans les tubules, il s'accomplirait une résorption d'une partie des substances par un processus de diffusion.

A la suite des nombreuses critiques que souleva cette théorie, en ce qui regarde surtout le phénomène de diffusion, peu admissible pour expliquer la résorption, CUSHNY (1917, 1927), renouvelant les conceptions de LUDWIG, a essayé d'en démontrer le bien-fondé par des arguments physico-chimiques. De sa théorie, deux principes sont à retenir :

1^o La capsule glomérulaire filtre tous les constituants du sang sauf les colloïdes : ce qui donne un filtrat glomérulaire, ou urine primitive, identique au sang privé des protéines et des colloïdes en général.

2^o Au niveau des tubes s'accomplit un travail de réabsorption qui porte sur l'eau et les substances à seuil ; les substances sans seuil sont éliminées sans réabsorption.

Cette théorie physico-chimique ne fournit pourtant pas le moyen d'expliquer les divers phénomènes de réabsorption élective sans qu'intervienne une action propre des cellules tubulaires. Le résultat est simplement qu'au lieu d'admettre cette action « vitale » et inexplicable des cellules dans le sens de la sécrétion, on la place dans le sens d'une résorption : hypothèse plus invraisemblable encore puisqu'il faut alors supposer que l'appareil rénal possède un mode d'action tout à fait différent de celui des autres glandes de l'organisme.

*
* *

Jusqu'à présent, la plupart des physiologistes ont accepté, avec plus ou moins de modifications, la théorie de CUSHNY. Remarquons cependant que l'un des arguments le plus souvent avancés, celui de la résorption des substances acides comme le trypan bleu, est tombé définitivement depuis que GÉRARD et CORDIER ont montré que ce phénomène d'athrocytose des substances colloïdes n'avait rien de commun avec une résorption physiologique des substances normales de l'urine, substances solubles et capables de se diffuser. Enfin, la théorie de CUSHNY est en contradiction flagrante avec des faits patents comme la sécrétion de l'acide urique par les cellules du tube à bordure en brosse.

D'autre part, la théorie de CUSHNY ne tient aucun compte des caractères cytologiques du rein. L'étude morphologique de cet organe nous a, en effet, démontré plusieurs faits importants :

1° Le glomérule, lorsqu'il existe, possède tous les attributs d'un appareil filtrant : développement énorme des capillaires, minceur des parois, etc. De plus, son développement est proportionnel à l'importance de la sécrétion aqueuse chez les différents animaux, comme l'a montré CORDIER pour les Reptiles (1928). La structure du glomérule en fait également un organe moteur, comme le veulent LAMY, MAYER et RATHERY. Observons que chez les Reptiles, où il est le plus réduit, il est suppléé ou complété dans sa fonction motrice par un appareil de longs cils qui battent dans la lumière du tube. Un tel appareil ciliaire n'existe plus chez les Mammifères où le glomérule, très développé et à pulsations fréquentes, assure à lui seul la propulsion de l'urine.

2° Les tubes à bordure en brosse sont constitués de cellules qui présentent tous les caractères des cellules glandulaires : le chondriome qui occupe le pôle d'absorption est basal, les produits élaborés par le vacuome et situés au pôle sécréteur sont apicaux. Chez certains animaux, on peut, histologiquement, comme nous l'avons montré, mettre en évidence cette sécrétion.

3° Il existe chez la plupart des Vertébrés des tubes dont les cellules, en tout ou en partie, possèdent une polarité exactement inverse de celle des cellules du tube à bordure en brosse. Ces « *cellules spéciales* », dont le pôle apical, très développé, contient la plus grande partie du chondriome, apparaissent manifestement comme des cellules de résorption.

4° Il existe chez la plupart des animaux un segment (segment à bâtonnets) dont le chondriome, développé en longs filaments raides, occupe toute la hauteur de la cellule, et dont la polarité est ainsi peu marquée, dans un sens ou dans l'autre.

Ces considérations morphologiques, ainsi que les résultats obtenus au cours de nos expériences histophysiologiques, nous amènent à une conception nouvelle de la sécrétion urinaire.

Le glomérule, dont le rôle pulsatile est certain, laisserait passer toutes les substances en solution dans le sang : il laisse même passer certaines substances colloïdales dont les particules sont suffisamment petites (substances colloïdales à haute dispersion), telles que le trypan bleu (MÖLLENDORFF, GÉRARD et CORDIER). En revanche, les substances

telles que les protéines du sang et le cholestérol ne peuvent passer (chez les animaux normaux) qu'à la suite de lésions glomérulaires (GÉRARD et CORDIER). De telles lésions, provisoires ou définitives, existent probablement chez les Chiens (graisseries), au moment de la naissance, comme chez certains adultes : il en est de même chez les têtards, vers la fin de la vie larvaire et pendant l'hibernation (protéines).

Que devient le filtrat glomérulaire ? Distinguons tout de suite les substances colloïdales et les substances diffusibles. Les premières, dont la présence est anormale, du moins chez les Mammifères adultes, sont fixées par les cellules à bordure en brosse (GÉRARD et CORDIER). Les substances diffusibles ne sont pas plus résorbées par les cellules à bordure en brosse que ne le sont les colorants acides diffusibles tels que le rouge phénol. Au contraire, les cellules du tube à bordure en brosse sécrètent l'acide urique et les urates, l'urée, les chlorures et, sans doute, tous les constituants importants de l'urine. C'est très probablement à ce niveau que doivent se placer les élaborations intracellulaires de substances qui ont été récemment signalées : telles la fabrication de l'acide hippurique et celle de l'ammoniaque, dont les beaux travaux de KREBS ont signalé l'importance pour le maintien de l'équilibre acido-basique. Les tubes à bordure en brosse fonctionnent donc comme de véritables glandes et leur sécrétion représente la plus grande partie de l'excrétion rénale. Les substances venues du sang pénètrent à la base des cellules sous l'influence, probablement catalytique, d'un chondriome basal développé en bâtonnets ; elles s'accumulent ensuite dans les vacuoles (et c'est là que doivent s'opérer les réactions qui aboutissent à la formation d'acide hippurique ou d'ammoniaque). Cette sécrétion, limitée en général au tube à bordure en brosse, peut, en certains cas, intéresser les cellules du segment à bâtonnets non polarisé (début de la pièce intermédiaire). Elle commence à son extrémité corticale ; elle envahit ensuite sa zone médullaire.

Pendant son passage à travers le segment à bâtonnets (début de la pièce intermédiaire), le flux liquide, constitué de l'urine glomérulaire primitive augmentée de la sécrétion tubulaire, subit de la part des cellules de revêtement une résorption aqueuse importante qui n'est pas en contradiction avec la structure histologique de ce segment, susceptible de fonctionner dans les deux sens. A la suite de cette résorption aqueuse, les substances en solution peuvent se trouver au delà, dans la lumière du tube, à une concentration supérieure à celle

qu'elles ont dans le sang. C'est à ce moment que le flux urinaire arrive au niveau du deuxième segment de la pièce intermédiaire (segment de Schweigger-Seidel) chez les Mammifères, ou du tube collecteur chez les Batraciens. Le flux liquide va subir alors une nouvelle résorption qui porte désormais sur les substances dissoutes. Certaines de ces substances ne sont pas résorbées, quelle qu'en soit la concentration : ce sont les substances sans seuil : urée et acide urique. D'autres, au contraire, sont en partie résorbées lorsque leur concentration dépasse un certain taux ; ce sont les substances à seuil, telles que les chlorures. Il faut donc admettre ici une nouvelle activité glandulaire des cellules tubulaires, activité comparable à celle des cellules à bordure en brosse, mais fonctionnant en sens inverse. La résorption des substances à seuil est, en général, le fait d'éléments hautement différenciés dont les modifications fréquentes dans le volume et l'aspect chez les Mammifères, la mobilité et la provenance extérieure au rein chez les Batraciens, contribuent à leur donner un caractère à part. Ces « *cellules spéciales* » sont particulièrement différenciées chez les Mammifères carnivores et omnivores (Souris) ; elles assurent presque à elles seules la fonction de résorption. Elles sont, en revanche, peu différenciées chez les Herbivores (Cobaye) ; mais la fonction de résorption se répartit alors sur toutes les cellules des segments distaux.

Si la théorie que nous venons d'exposer repose sur des faits solides en ce qui concerne l'acide urique, l'urée et les chlorures, elle ne peut encore formuler que des hypothèses en ce qui concerne les substances dont la localisation histochimique n'a pas été recherchée. Pour beaucoup de ces substances, en effet, il ne semble pas exister de réactifs appropriés. Il serait cependant possible d'étudier leur élimination expérimentale en utilisant simultanément les méthodes cytologiques modernes et les procédés d'investigation habituels des physiologistes. Il est certain qu'aussi longtemps qu'un tel accord n'aura pas été réalisé entre les résultats de ces techniques, on n'obtiendra que des données fragmentaires, certes dignes d'intérêt, mais incapables d'éclairer avec la précision et la sûreté désirables la complexité des phénomènes rénaux.

RÉSUMÉ

L'étude cytophysiologique du tube urinaire chez les Vertébrés et chez quelques Invertébrés nous permet d'aboutir aux conclusions suivantes :

1. — Le segment fondamental du tube urinaire des Vertébrés est le tube à bordure en brosse. Les cellules possèdent un appareil mitochondrial toujours développé sous la forme de longs filaments plus ou moins sinueux. La zone de Golgi comprend toujours des vacuoles dont les produits d'élaboration s'étagent au-dessus d'elle vers l'apex cellulaire.

2. — Le tube urinaire se continue par un segment de transition, souvent très réduit, qui mène à la pièce intermédiaire. Celle-ci comprend toujours un premier segment que caractérise un appareil mitochondrial développé à la base de la cellule en filaments raides : les bâtonnets de Heidenhain. Chez les Ophidiens, ce segment est remplacé par un segment muqueux.

3. — La pièce intermédiaire comprend en général un deuxième segment que caractérise la coexistence de deux catégories cellulaires. Les unes, cellules de revêtement du tube, deviennent muqueuses chez les Oiseaux et les Lacertiliens ; les autres possèdent un chondriome développé en longs filaments, mais avec une polarité cytologique inverse de celle des cellules à bordure en brosse : ce sont les *cellules spéciales*. Chez les Batraciens et les Poissons, ce segment intermédiaire manque, et l'on passe directement au tube collecteur. Chez les Ophidiens, ce segment est remplacé par un segment muqueux chez la femelle et par un segment sexuel spécial chez le mâle.

4. — Le tube collecteur se caractérise, lui aussi, par la présence de deux sortes de cellules. Les cellules banales de revêtement sont

fréquemment muqueuses (Oiseaux et Reptiles). Les autres sont, chez les Mammifères et les Batraciens, de même nature que les cellules spéciales du segment intermédiaire ; elles présentent une sécrétion granuleuse figurée chez les Oiseaux et les Lacertiliens, mais elles manquent chez les Ophidiens. Chez les Poissons, ce sont les cellules banales de revêtement qui possèdent les caractères cytologiques des cellules spéciales, alors que, parmi elles, s'intercalent des cellules caliciformes à mucus.

5. — Les cellules spéciales du tube collecteur, chez les Batraciens, ont été comparées par WIGERT et EKBERG aux cellules bordantes des glandes fondiques de l'estomac. Elles possèdent un canalicule intracellulaire en communication avec la lumière du tube rénal. Nous avons pu montrer que l'origine de ces cellules est extrarénale : c'est surtout à certaines époques qu'on les voit pénétrer dans le tube rénal. Le canalicule intracellulaire qui ne se forme qu'à ce moment provient du développement du vacuome primitif de ces éléments ; on voit apparaître alors dans le cytoplasme un vacuome secondaire définitif.

6. — Les cellules bordantes du rein des Batraciens peuvent devenir, vers la fin de l'hibernation, les agents d'une véritable excrétion d'hémoglobine dans la lumière du tube rénal. Cette hémoglobine a été au préalable phagocytée par les cellules au cours de leur vie antérieure extrarénale.

7. — Le tube urinaire des Poissons est toujours le siège d'un envahissement lymphocytaire important qui intéresse tous les segments. Les lymphocytes, qui se sont insinués entre les cellules rénales, finissent par tomber dans la lumière des tubes. Certains ont, au préalable, phagocyté de l'hémoglobine qui est éliminée en même temps qu'eux. Des infiltrations lymphocytaires peuvent s'observer, mais en faible proportion, chez les Reptiles et les Amphibiens.

8. — On observe des gouttes de graisse en assez grande quantité dans les cellules à bordure en brosse des Reptiles ; on en observe également, mais en quantité moindre, chez les Oiseaux. Parmi les Mammifères, le rein du Chat fournit un exemple classique de la présence de graisses dans les cellules à bordure en brosse. Les graisses du rein du Chien présentent une physionomie très spéciale. Elles se localisent dans la portion distale et rectiligne du tube à bordure en

brosse : mais elles envahissent tout le cytoplasme et les autres constituants cellulaires disparaissent en entier.

9. — Pendant la vie intra-utérine, on assiste chez le Chien et chez le Rat à une double accumulation grasseuse et séreuse dans les cellules du tube à bordure en brosse. Dès la naissance, une bonne partie de ces matériaux se trouve éliminée ; cette élimination brutale correspond à ce que l'on connaît sous le nom de décharge uratique des nouveau-nés.

10. — L'étude des cellules rénales embryonnaires chez les Batraciens nous a fait assister à la naissance du vacuome. Il se forme aux dépens de l'hydratation des plaquettes vitellines par séparation d'une « phase aqueuse » : le développement du chondriome, très réduit au préalable, tient sans doute à l'accroissement simultané de la « phase lipoprotéique ».

11. — A la fin de la vie larvaire et au cours de la métamorphose des Anoures, on assiste à une évolution de l'appareil rénal que caractérisent trois sortes de phénomènes :

1^o Une accumulation très précoce de matériaux intracellulaires, avant tout protéiques, qui aboutit à un véritable blocage du rein.

2^o Une dégénérescence totale du tube larvaire qui commence dès les premiers mouvements des pattes postérieures pour s'achever presque au moment de l'apparition des pattes antérieures.

3^o Une néoformation de l'appareil excréteur qui aboutit à repeupler le rein de tubes fonctionnels au moment où va commencer la régression de la queue.

12. — Des phénomènes de rénovation rénale sont observables chez les Batraciens au moment du réveil printanier : mais ils n'intéressent jamais que des régions très limitées du rein.

13. — L'étude de la glande verte de l'Ecrevisse, du corps spongieux de la Seiche, du corps de Bojanus de la Limace, du tube de Malpighi du Dytique, nous a démontré l'existence chez les Invertébrés d'un segment de l'appareil excréteur que caractérisent des cellules à bordure en brosse et à chondriome basal développé, qui présentent elles-mêmes des figures histologiques de sécrétion indiscutables. Le vacuome qui, chez l'Ecrevisse, se voit en majeure partie sans col ora-

tion grâce à la présence d'un pigment naturel (pigment vert), participe toujours à l'élaboration des produits de sécrétion.

14. — Nos expériences cytophysiologiques sur la sécrétion de l'urée nous ont montré que, chez les Vertébrés, une telle sécrétion n'était due que pour une faible part à la filtration glomérulaire, mais qu'elle dépendait surtout de l'activité des cellules à bordure en brosse. Dans les cas d'injection d'urée, cette sécrétion intéresse aussi les cellules de la pièce intermédiaire (segment à bâtonnets) ; limitée, en général, chez les Mammifères, à la portion corticale de ce segment, elle peut néanmoins s'étendre à sa portion médullaire. Elle est capable d'intéresser ainsi tous les tubes qui possèdent des bâtonnets de Heidenhain. L'urée pénètre dans les cellules par la base, mais elle s'accumule ensuite dans le vacuome avant d'être excrétée.

15. — Nous avons mis en évidence une sécrétion uréique chez la Limace et le Dytique ; elle résulte toujours de l'activité des cellules à bordure en brosse et à chondriome basal développé. Comme chez les Vertébrés, l'excrétion de l'urée a lieu par l'intermédiaire du vacuome.

16. — Nos expériences histophysiologiques sur la sécrétion de l'urée et des chlorures nous ont permis de confirmer le rôle important que joue la pièce intermédiaire à son début (segment à bâtonnets) dans la résorption aqueuse.

17. — Nos expériences cytophysiologiques sur la sécrétion des chlorures chez la Souris, le Cobaye et la Grenouille nous ont prouvé que les chlorures ne passent qu'en faible partie à travers le filtre glomérulaire, mais qu'ils sont sécrétés principalement par le tube à bordure en brosse. Les chlorures pénètrent d'une manière diffuse dans les cellules, puis ils s'accumulent dans les vacuoles avant d'être éliminés dans la lumière du tube rénal. La concentration des chlorures dans la lumière du tube augmente plus loin par suite d'une résorption aqueuse ; les chlorures eux-mêmes sont en partie réabsorbés au moment de leur passage dans la deuxième partie du segment intermédiaire et dans le tube collecteur. Cette résorption s'opère avant tout par les *cellules spéciales* chez la Souris et la Grenouille ; mais chez le Cobaye, dont les cellules spéciales sont peu développées, elle peut s'effectuer par toutes les cellules des tubes distaux.

18. — Chez la Linnée, les chlorures sont extraits des lacunes sanguines par les cellules à bordure en brosse du corps de Bojanus. Ils s'accumulent ensuite dans les vacuoles pour se déverser, avec les autres produits d'excrétion, dans la grande vésicule apicale où ils restent en solution. Leur élimination est contemporaine de la rupture de cette vésicule.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

L'index ne contient que les noms des auteurs cités au cours de l'ouvrage. Le lecteur trouvera la bibliographie complète de chaque question dans les publications dont le titre est précédé d'un astérisque.

- AMBAARD, L. — *Physiologie normale et pathologie des reins. 1^{re} et 2^e éd. Étude des lois numériques de la sécrétion rénale, 1914-1920.
- ANDREJEWITSCH, A. T. — Uber das Epithel der Sammelrohren in der Säugerniere. *Med. diss.*, Berne, 1919.
- ARGESEANU, S. et FEYEL, P. — Étude cytologique du tube de Malpighi du Dytique. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 115, p. 1151, 1934.
- AUDIGÉ, J. — *Contribution à l'étude des reins des Poissons Téléostéens. *Arch. de Zool. expér.*, t. 4, p. 275-623, 1910.
- BAMBEKE, Ch. van. — Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. *Arch. de Biol.*, t. 1, p. 305-380, 1880.
- BELLINI, L. — Exercitatio anatomica. De structure renum, observatio anatomica. Florence, 1662.
- BENSLEY, R. et STEEN, W. — *Americ. Journ. of Anat.*, t. 41, p. 75, 1928.
- BOWMANN. — On the structure and use of the Malpighian bodies. *Philosophical transactions*, t. 1, 1842.
- CASTAIGNE, J. — Épreuve du bleu de méthylène et perméabilité rénale. Thèse, Paris, 1899/1900 (176 pages).
- CHEVALLIER, P. et CHABANIER, H. — Sur la localisation de l'urée dans le rein. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 78, p. 689-691, 1915.
- CHLOPIN, N. G. — Experimentelle Untersuchungen über die sekretorischen Prozesse im Zytoplasma. *Arch. f. exper. Zellforsch.*, t. 4, p. 462-599, 1927.
- CIACCIO, C. — Sulla localizzazione dei corpi puricini negli organi dei Vertebrati in condizioni normali e patologiche. *Anat. Anz.*, t. 33, 1908.
- CORDIER, R. — Études histophysiologiques sur le tube urinaire des Reptiles. *Arch. de Biol.*, t. 37, p. 1-64, 1928.
- Le tube urinaire du Protoptère (Dipneuste). *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 24^e Réunion, Bordeaux, 1929.
- Sur le pouvoir résorbant du pronéphros de la truite. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 110, p. 112-114, 1932.
- Sur les phénomènes d'athrophagocytose dans le segment cilié de la néphridie du Lombric. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 113, p. 906-909, 1932.

- COURMONT, J. et ANDRÉ, C. — Élimination de l'acide urique par les tubes contournés du rein, *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 57, p. 132, 1904.
- Élimination de l'acide urique par le rein des Vertébrés. *Journ. de Physiol. et Pathol. gén.*, t. 7, p. 255-271, 1905.
- GREVATIN, Fr. — Contributo alla conoscenza del rene de pesci. Della diversa maniere di cellule dei canalicli renale. *Rend. Sess. R. Acad. Sc. Ist. Bologna*, vol. 8, n. s., p. 54-55, 1904.
- CUÉNOT, L. — Études physiologiques sur les Crustacés Décapodes. *Arch. de Biol.*, t. 13, 245, 1894.
- CUSHNY, A. R. — *The secretion of urine. *Monographs on Physiology*, 1^{re} éd. 1917, 2^e éd. 1927.
- DAWSON, A. B. — Glomerular versus tubular activity in the mesonephros of Necturus. Elimination of iron salts. *Amer. Journ. of Physiol.*, t. 71, p. 679-687, 1925.
- The site and the mode of storage of trypan blue in the mesonephros of Necturus. *Journ. of Exper. Zool.*, t. 48, p. 359-371, 1927.
- The absorption of india ink by the mesonephric epithelium of Necturus maculosus. *Anat. Rec.*, t. 7, p. 279-286, 1933.
- DEFRISE, A. — Reperti istochimici nella ghiandola renale con particolare riguardo al NaCl. *Boll. Soc. Ital. Biol. speriment.*, t. 2, p. 521-525, 1927.
- Ricerche istochimiche sull'eliminazione renale del cloruro di sodio. *Arch. ital. Anat. e Embriol.*, t. 24, p. 698-744, 1927.
- DELAUNAY, H. — *Recherches biochimiques sur l'excrétion azotée des Invertébrés. Thèse, Paris, 1927 (196 pages).
- DORNESCO, G. Th. — *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 93, p. 1620, 1925.
- DORNESCO, G. Th. et VALVERDE, R. E. — La cellule muqueuse intestinale du Rat blanc. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 103, p. 684-686, 1930.
- EDWARDS, J. G. — Studies on aglomerular and glomerular kidneys. *Amer. Journ. of Anat.*, t. 42, p. 75-108, 1928 ; — et *Anat. Rec.*, t. 38, p. 45, 1928 ; t. 44, p. 15-28, 1929.
- Elimination of urine and dyes by aglomerular and glomerular kidneys. *Proc. Soc. f. exper. Biol. a. Med.*, t. 25, p. 413, 1928.
- Morphological differentiation and the site of water reabsorption in the tubules of various nephric systems. *Anat. Rec.*, t. 48, p. 17, 1931.
- The excretion of iron salts by the kidney of Vertebrates. *Anat. Rec.*, t. 52, p. 12, 1932.
- EDWARDS, J. G. et CONDORELLI, L. — Studies on aglomerular and glomerular kidneys, I. Anatomical. *Amer. Journ. of Anat.*, t. 42, p. 75-94, 1928.
- Studies on aglomerular and glomerular kidneys, II. Physiological. *Amer. Journ. of Physiol.*, t. 86, p. 383-398, 1929.
- EMELJANENKO. — Uber die Ausscheidung von Farbstoffen bei Krustazeen. *Zeitschr. f. Biol.*, t. 58, p. 18, 1912.
- FEYEL, P. — *Contributions à l'étude des constituants de la cellule rénale chez quelques Vertébrés (Amphibiens et Poissons Lophobranches). *Arch. d'Anat. microsc.*, t. 24, p. 359-415, 1928.

- FEYEL, P. — L'appareil de Golgi dans les cellules rénales des Batraciens. Résultats des techniques convergentes. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 101, p. 362-364, 1929.
- L'appareil de Golgi dans les cellules rénales des Batraciens. Action des colorants vitaux basiques et acides. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 101, p. 416-418 1929.
- Sur la constitution de la cellule rénale. *Bull. de la Soc. Zool. de Fr.*, t. 54, p. 146-148, 1929.
- Constitution de la cellule excrétrice. Rein des Batraciens ; Glande verte de l'Ecrevisse. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 24^e Réunion, Bordeaux, 1929.
- Sur un phénomène d'excrétion d'hémoglobine dans le rein de la Grenouille hibernante. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 107, p. 551-554, 1931.
- Sur la sécrétion rénale de l'urée chez la Souris. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 114, p. 1155-1157, 1933.
- Le rein des Batraciens anoures au cours de la métamorphose et pendant l'hibernation. *Bull. de la Soc. zool. de Fr.*, t. 59, p. 164, 1934.
- Sur les cellules excrétrices du corps de Bojanus chez la Limace rouge. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 115, p. 1045-1048, 1934.
- Sur l'existence et le rôle de cellules spéciales dans le segment intermédiaire et le tube de Bellini du rein chez la Souris. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 115, p. 1148-1151, 1934.
- Le rein pendant la métamorphose chez les Amphibiens. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 29^e Réunion, Bruxelles, 1934.
- FEYEL, P. et NOUVEL, H. — Sur les constituants cytoplasmiques des cellules du corps spongieux de la Seiche. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 107, p. 514-516, 1931.
- FEYEL, P. et PARAT, M. — Grains verts et dictyosomes (appareil de Golgi) dans la substance corticale du rein antennaire (glande verte) de l'Ecrevisse. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 104, p. 1268, 1930.
- FERREIN. — Sur la structure des glandes nommées glandules et particulièrement sur celles du rein et du foie. *Mém. Acad. des Sc.*, Paris, p. 185, 1749.
- FIRKET, J. — Étude histophysiologique de l'élimination de certains sels par le rein. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 83, p. 1004, 1920.
- FISCHER, E. — Recherches histophysiologiques sur l'appareil excréteur des Crustacés Décapodes. *Arch. d'Anat. microsc.*, t. 21, p. 255-311., 1925.
- FOSSE. — L'urée. *Les problèmes biologiques* Paris, Presses Universitaires de France, 1928.
- GAMPERT, O. — Über die Niere von *Tropidonotus natrix* und den Cyprinoiden. *Z. Zool.*, t. 16, p. 369-373, 1866.
- GENEVOIS, L. — *Métabolisme cellulaire des substances azotées. *Biol. méd.*, t. 23, p. 153-190, 1933.
- GÉRARD, P. et CORDIER, R. — Études histophysiologiques sur le rein des Anoures. *Arch. de Biol.*, t. 43, p. 367-414, 1932.
- Sur l'élimination rénale d'encre de Chine de dispersions différentes. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 27^e Réunion, Nancy, 1932.

- GÉRARD, P. et CORDIER, R. — Recherches histophysiologiques sur le pro et le mesonephros des têtards d'Anoures. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 28^e Réunion, Lisbonne, 1933.
- *Archives internationales de Médecine expérimentale*. t. 8, p. 225, 1933.
- Sur le pouvoir athrocytaire des cellules des tubes contournés dans le mesonephros larvaire de *Discoglossus pictus*. *C. R. de la Soc. de Biol.* t. 113, p. 1528-1531, 1933.
- *Esquisse d'une histophysiologie comparée du rein des Vertébrés. *Biological Reviews*, t. 9, p. 110-131, 1934.
- Comment interpréter les formations granulaires rencontrées dans le tube contourné du rein chez les Vertébrés. *Bull. de l'Acad. Roy. de Méd. de Belg.*, p. 160-185, 1934.
- GIROUD, A. — Les variations de position de l'appareil de Golgi ; leur interprétation. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 21^e Réunion, Liège, 1926.
- Polarité cellulaire et appareil de Golgi. *Bull. d'Hist. appl.*, t. 5, p. 146-152, 1928.
- GOVAERTS, P. et CORDIER, R. — Contributions à l'étude clinique et anatomique de la néphrose lipoïdique. *Bull. de l'Acad. Roy. de Méd. de Belg.*, p. 510-548, 1928.
- GRABOWSKA, Z. — Constituants plasmatiques (appareil de Golgi) et vacuome de la glande verte de l'Ecrevisse. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 103, p. 850, 1930.
- GUIEYSSÉ-PÉLISSIER, A. — Caryoanabiose et greffe nucléaire. *Arch. d'anat. microsc.*, t. 13, 1911.
- Caryoanabiose de lymphocytes dans les cellules épithéliales des canaux urinifères chez le Brochet. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 27^e Réunion, Nancy, 1932.
- GURWITSCH, A. — Zur Physiologie und Morphologie der Nierentätigkeit. *Pflüg. Arch.*, t. 91, p. 71-118, 1902.
- HEIDENHAIN, R. — Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. 10, p. 1, 1874.
- Die Harnabsonderung. *Handbuch der Physiologie*, t. 5, 1880.
- HEIDENHAIN, R. et NEISSER. — Versuche über den Vorgang der Harnabsonderung. *Arch. f. die ges. Physiol.*, t. 9, 1874.
- HENLE, J. — Zur Anatomie der Niere. *Abh. ges. wiss. Göttingen*, t. 10, 1862.
- HERLANT, M. — Sur le dimorphisme sexuel du rein des Lacertiliens. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 107, p. 890, 1931.
- HÖBER, R. — Über die Harnbildung in der Froschniere. XIX. — Über die Ausscheidung des Harnstoffs. *Pflüg. Arch.*, t. 224, p. 422-440, 1930.
- HÖBER et MIROWSKY, H. — *Pflüg. Arch.*, t. 230, p. 331, 1932.
- HOSSELET, C. — Contribution à l'étude du chondriome chez les Insectes (Culicidae et Phryganides). *Arch. de Zool. expér.*, t. 72, p. 1-273, 1931.
- HÜBER, C. — *Anat. Rec.*, t. 13, p. 305, 1917.
- HÜFNER, G. C. — Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie der Harnkanalchen. Diss. med., Leipzig, 1866.
- HUOT, E. — Recherches sur les Poissons Lophobranchés. *Ann. Sc. nat. Zool.*, t. 14, p. 197-288, 1902.

KRAUSE. — Cité par VON MÖLLENDORF (*Hand. der mikr. Anat.*).

KREBS. — Cité par GENEVOIS.

LAMY, H. et MAYER, A. — Une nouvelle hypothèse sur l'anatomo-physiologie du rein. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 60, p. 932-934, 1906.

— Les théories de la sécrétion rénale ; une nouvelle hypothèse sur l'anatomo-physiologie du rein. *Journ. de Physiol. et Pathol. gén.*, t. 8, p. 660-672, 1906.

LAMY, H., MAYER, A. et RATHERY, F. — Etude histologique du glomérule du rein au cours des polyuries provoquées. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 60, p. 931, 1906.

— Modifications histologiques du rein au cours de l'élimination de l'eau et des cristalloïdes. *Journ. de Physiol. et Path. gén.*, t. 8, p. 624-634, 1906.

LESCHKE, E. — Untersuchungen über den Mechanismus der Harnabsonderung in der Nieren. *Zeitschr. klin. Med.*, t. 81, p. 14, 1915.

LI-KOUE-TCHANG. — Recherches histologiques sur la structure du rein des Oiseaux. Thèse méd., Lyon, 1923 (62 pages).

LISON. — Détection histochimique de l'hémoglobine. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 103, p. 36, 1930.

LUDWIG, C. — Beiträge zur Lehre von Mechanismus der Harnsekretion. Marburg, 1843. *Lehrbuch der Physiologie*, 2^e vol., 1856.

LUEKEN, B. — *Pflüg Arch.*, t. 229, p. 557, 1932.

MALPIGHI, M. — De renibus. Opera omnia. t. 2, Lugd. Bat., 1687.

MARCHAL, P. — Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des Crustacés Décapodes. *Arch. de Zool. expér. et gén.*, t. 10, p. 57-275, 1892.

MARSHALL, E. K. — A comparison of the function of the glomerular and aglomerular kidney. *Amer. Journ. of Physiol.*, t. 94, p. 1, 1930.

— The secretion of urea in the frog. *Journ. of cellul. a. compar. physiol.*, t. 2, n° 3, 1932.

MARSHALL, E. K. et CRANE, M. M. — The secretory function of the renal tubules. *Amer. Journ. of Physiol.*, t. 70, p. 465-488, 1924.

MARSHALL, E. K. et GRAFFLIN, A. — The structure and function of kidney in *Lophius piscatorius*. *Amer. Journ. of Physiol.*, t. 83, p. 391, 1928.

— The function of the proximal convoluted segment of the renal tubule. *Journ. of cell. a. comp. Physiol.*, t. 1, n° 2, 1932.

MARSHALL, E. K. et SMITH, H. — *Biol. Bull.*, t. 59, p. 135, 1930.

MAYER, A. et RATHERY, F. — Études sur le corps fongiforme du Poulpe. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, p. 25-47, 1907.

— Recherches sur l'histophysiologie de la sécrétion urinaire chez les Mammifères. *Arch. d'Anat. microsc.*, t. 11, p. 134-166, 1909.

MILLOT, J. — Sur une fonction d'élimination des graisses par le rein chez les Mammifères carnassiers. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 97, p. 1474, 1927.

MODELL, W. — Observations on the lipoids in the renal tubule of the Cat. *Anat. rec.*, 1933.

- MÖLLENDORFF, W. von. — Die dispersität der Farbstoffe ihre Beziehungen zu Speicherung und Ausscheidung in der Niere. *Anat. Hef.*, t. 53, p. 67, 1915.
- Zur Morphologie der vitalen Granularfärbung. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. 90, p. 463-502, 1918.
- Die Bedeutung von sauren Kolloïden und Lipoiden für der vitale Farbstoffbildung in den Zellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. 90, p. 503-542, 1918.
- Vitalefärbungen an tierischen Zellen. *Erg. Physiol.*, t. 18, 1920.
- *Handbuch der mikroskopische Anatomie, t. 7/1, 1930.
- MULON, P. — Sur les corps gras de la cellule rénale. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 66, p. 434-435, et 458-459, 1909.
- NASH, J. — The number and size of glomeruli in the kidneys of Fishes, with observations on the morphology of the renal tubules of Fishes. *Amer. Journ. of Anat.*, t. 47, p. 425, 1931.
- NOUVEL, H. — *Recherches sur la cytologie, la physiologie et la biologie des Dicyémides. *Ann. de l'Inst. océanog.*, t. 13, p. 165-255, 1933.
- NÜSSBAUM, M. — Über die Sekretion der Niere. *Anat. Anz.*, t. 1, 1876.
- Über die Sekretion der Niere. *Pflüg. Arch.*, t. 10, p. 139-143, 1878.
- Fortgesetzte Untersuchungen über die Sekretion der Niere. *Pflüg. Arch.*, t. 17, p. 580-594, 1878.
- Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. 5. — Mitt. zur Kenntniss der Nierenorgane. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. 27, p. 442-480, 1886.
- OKKELS, H. — Différences entre les diverses cellules du troisième segment chez les Vertébrés. *Bull. d'Hist. appl.*, t. 6, p. 12-31, 1929.
- Histophysiologische undersøgelser over nyrefunktionen (en danois, résumé en français). Thèse habil., Copenhagen, Levin et Munksgaard, édit., 1930.
- OLIVER, J. — Mechanism of urea secretion. *Journ. of exper. med.*, t. 33, p. 177-186, 1921.
- PARAT, M. — *Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme, chondriome, vacuome (appareil de Golgi), enclaves, etc., pH, oxydases, peroxydases, rH de la cellule animale. *Arch. d'Anat. microsc.*, t. 24, p. 73-356, 1928.
- PARAT, M. et FEYEL, P. — *Structure cytologique du rein antennaire (glande verte) de l'Ecrevisse (*Potamobius astacus* L.), *Arch. d'Anat. microsc.*, t. 26, p. 373-416, 1930.
- PARAT, M. et VILLELA, F. — Les colorations vitales des cellules sexuelles mâles et de quelques cellules somatiques chez les Mammifères. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 112, p. 565-567, 1933.
- PIRAS, A. — Sulla dimostrazione microchimica del urea. *Arch. di Fisiol.* t. 20, p. 237-243, 1922.
- Ricerche comparative sui metodi di dimostrazione microchimica del urea. *Arch. di Fisiol.* t. 21, p. 167-170, 1923.
- POLICARD, A. — *Le tube urinaire des Mammifères. *Rev. gén. d'Hist.*, t. 3, p. 307-565, 1908.
- *Le fonctionnement du rein de la Grenouille. *Arch. d'Anat. microsc.*, t. 12, p. 177-288, 1910.

- POLICARD, A. — Recherches histophysiologiques sur les premiers stades de la sécrétion urinaire. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 72, p. 593-595, et p. 902-904, 1912.
- *Le cytoplasme du tube urinaire chez l'homme. *Arch. d'Anat. microsc.*, t. 14, 1912.
- Recherches histochimiques sur le métabolisme de l'urée dans le rein. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 78, p. 32-34, 1915.
- POLICARD, A. et LACASSAGNE, A. — Recherches histophysiologiques sur le rein des Oiseaux. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 12^e Réunion, Bruxelles, 1910.
- POLICARD, A. et MAWAS, J. — Le canalicule urinaire des Téléostéens. *Bibl. anat.*, t. 15, p. 215-221, 1906.
- Le tissu lymphoïde du rein des Téléostéens. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 9^e Réunion, Lille, 1907.
- REGAUD, C. et POLICARD, A. — *Recherches sur la structure du rein de quelques Ophidiens. *Arch. d'Anat. microsc.*, t. 6, p. 191-282, 1904.
- RENAUT, J. et DUBREUIL, S. — Note sur l'histologie, la cytologie des tubes de Bellini et le tissu conjonctif de la pyramide du rein. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 9^e Réunion, Lille, 1907.
- RICHARDS, A. N. — Methods and results of direct investigation of the function of the kidney. Londres, Baillières, Tyndall et Cox, édit., 1929 (64 pages).
- RUNGIN. — *Der Darmkanal von *Dytiscus marginalis* L. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. 98, p. 179, 1911.
- RUYSCH, F. — Thesaurus anatomicus primus, 1720.
- SCHACHOWA, S. — Untersuchungen über die Nieren. Diss. Berne, 1876.
- SCHWEIGGER-SEIDEL, F. — Die Niere des Menschen und die Säugetieren in ihrem Bau. Halle, 1865.
- SIMONNET. — Cité par TURCHINI.
- STANNIUS, H. — Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Berlin, 1854.
- STIEGLITZ, E. J. — Histochemical studies on the mechanism of renal secretion. Excretion of iron salts. *Amer. Journ. of Anat.*, t. 29, p. 33-92, 1921.
- STRICHT, O. van der. — Contribution à l'étude histophysiologique du rein. *Ann. Soc. méd. Gand*, t. 71, p. 328-347, 1892.
- STÜBEL, H. — Der mikrochemische Nachweis von Harnstoff in der Niere mittels Xanthidrol. *Anat. Anz.*, t. 54, p. 236-239, 1921.
- SUZUKI, T. — Zur Morphologie der Nierensekretion unter physiologischen und pathologischen Bedingungen. Jena, 1912.
- TAMURA. — *Jap. Journ. med. Sc.*, t. 1, p. 247, 1927.
- TRIBONDEAU. — Note sur les granulations sécrétoires contenues dans les cellules des tubes contournés du rein chez les Serpents. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 54, p. 8, 1902.
- Note sur les phénomènes histologiques de la sécrétion et de l'excrétion de l'urine dans les cellules du tube contourné du rein chez les Serpents. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 54, p. 131, 1902.
- Le tube urinaire des Serpents contient trois espèces distinctes d'épithéliums sécrétoires. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 54, p. 677, 1902.

- TRIBONDEAU. — Description anatomique du rein des Ophidiens. *Soc. Linn. Bordeaux*, 1902.
- Sur l'histochimie des enclaves contenues dans les cellules des tubes contournés du rein chez la Tortue grecque. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 55, p. 1128, 1903.
- Sur la sécrétion de l'urate d'ammoniaque et de sulfoindigotate de soude dans le rein des Serpents. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 55, p. 1130, 1903.
- TRIBONDEAU et BONGRAND. — Localisation de la sécrétion du sulfoindigotate de soude dans les tubes intermédiaires du rein chez les Serpents. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 55, 1903.
- TRUC, E. — Remarques histophysiologiques sur l'élimination de quelques substances fluorescentes par le rein et épreuve fluoroscopique de la perméabilité rénale. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 99, p. 1847, 1928.
- Contribution à l'étude histophysiologique de l'élimination rénale des sels de plomb et de fer. *Bull. d'Hist. appl.*, t. 6, p. 393-399, 1929.
- Les variations morphologiques de l'appareil de Golgi au cours de la sécrétion rénale. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 101, p. 357, 1929.
- *Contribution à l'étude de l'histophysiologie du rein. *Arch. des mal. des reins*, t. 5, p. 1, 1930.
- TURCHINI, J. — Contribution à l'étude histophysiologique de la sécrétion rénale. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 16^e Réunion, Paris, 1921.
- *Contribution à l'étude de l'histophysiologie rénale. Les processus cytologiques de l'élimination des matières colorantes par le rein. *Arch. de morphol. gén. et expér.*, n° 11, Thèse méd., Paris, 1922.
- *Contribution à l'étude de l'histophysiologie comparée de la cellule rénale. L'excrétion urinaire chez les Mollusques. *Arch. de morphol. gén. et expér.*, n° 18, Thèse Sc., Paris, 1923.
- De la situation de l'appareil de Golgi dans quelques cellules glandulaires. *Bull. de la Soc. méd. et biol. de Montpellier et du Languedoc méd.*, t. 7, 1927.
- Appareil de Golgi et polarité glandulaire. Déterminisme de la position de cet appareil. *Bull. d'hist. appl.*, t. 4, p. 10-14, 1927.
- De l'histophysiologie de la sécrétion rénale. *Montpellier médical*, 3^e série, t. 5, p. 241-249, 1934.
- Sur un point particulier de l'histophysiologie rénale. Athrocytose et structure du tube à bordure en brosse. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 29^e Réunion, Bruxelles, 1934.
- *Histologie de l'appareil urinaire et de l'appareil génital mâle. *Traité d'urologie médico-chirurgicale*, Paris, Doin, 1935.
- VERNE, J. — Contribution à l'étude des reins agglomérulaires ; l'appareil rénal des Poissons Lophobranches. *Arch. d'Anat. microsc.*, t. 18, p. 357-403, 1922.
- WALTER, K. — Die Bedeutung der Xanthhydrolreaktion für des mikrochemischen Nachweiss des Harnstoffes in der Niere. *Pflüg. Arch.*, t. 198, p. 267-278, 1923.

- WEARN, J. T. et RICHARDS, A. N. — *Amer. Journ. of Physiol.*, t. 71, p. 209, 1925.
— Concentration of chlorids in glomerular urine of Frogs. *Journ. of Biol. chem.*, t. 66, p. 247, 1926.
- WHITE, H. L. — The question of water reabsorption by the renal tubule and its bearing on the problem of tubular secretion. *Amer. Journ. of Physiol.*, t. 88, p. 257-286, 1929.
- Observations on the value of glomerular activity. *Amer. Journ. of Physiol.*, t. 90, p. 689-764, 1929.
- WHITE, H. L. et SCHMITT, F. O. — Observations on kidney function in *Necturus maculosus*. *Amer. Journ. of Physiol.*, t. 76, p. 220, 1926.
- Site of reabsorption in kidney tubule of *Necturus*. *Amer. Journ. of Physiol.*, t. 76, p. 483, 1926.
- WIGERT et EKBERG, H. — Studien über das Epithel gewisser Teile der Nierenkanäle von *Rana esculenta*. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. 62, p. 740-744, 1903.
- WINTREBERT, P. — Essai de sériation en stades successifs des derniers temps de la vie larvaire chez les Anoures d'après les caractères morphologiques des membres postérieurs. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. 59, p. 690, 1905.
- YAMASAKI. — Zur Frage nach der Gemeinschaftlichkeit des intrazellulären Speicherungsortes bei der sauren und basischen Vitalfärbung. *Arch. a. d. Anat. Inst. d. Kais. Japan. Univ. i. Sendai*, t. 16, p. 97-128, 1934.
- ZARNIK, B. — Vergleichende Studien über den Bau der Niere von *Echidna* und der Reptilien Niere. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.*, t. 46, p. 113-224, 1909.
- ZIMMERMANN, K. W. — Zur Morphologie der Epithelzellen der Säugetiereniere. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. 78, p. 199-231, 1911.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	1
MATÉRIEL D'ÉTUDE	3

PREMIÈRE PARTIE. — ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

ESSAI DE CYTOLOGIE COMPARÉE

Chapitre I. — TECHNIQUES	5
I. — Étude cytologique	5
II. — Étude histochimique	10
Chapitre II. — LE REIN DES MAMMIFÈRES	13
I. — Historique	13
II. — Recherches personnelles	14
A) Rein des Mammifères adultes	15
B) Rein d'embryons de Mammifères	33
C) Rein de Mammifères à la naissance	35
III. — Conclusions	40
Chapitre III. — LE REIN DES OISEAUX	44
I. — Historique	44
II. — Recherches personnelles	46
III. — Conclusions	58
Chapitre IV. — LE REIN DES REPTILES	60
I. — Historique	60
II. — Recherches personnelles	62
III. — Conclusions	74
Chapitre V. — LE REIN DES BATRACIENS	78
I. — Historique	78
II. — Recherches personnelles	79
A) Le rein de l'adulte	80
B) Le rein de l'embryon	94
C) Le rein du têtard	97
III. — Conclusions	108
Chapitre VI. — LE REIN DES TÉLÉOSTÉENS	111
I. — Historique	111
A) Reins glomérulaires	111
B) Reins aglomérulaires	114
II. — Recherches personnelles	115
A) Reins glomérulaires	115
B) Reins aglomérulaires	123
III. — Conclusions	123

Chapitre VII. — L'APPAREIL EXCRÉTEUR CHEZ QUELQUES INVERTÉBRÉS..	126
I. — La glande verte de l'Ecrevisse	126
II. — Le corps de Bojanus de la Limace rouge	133
III. — Le corps spongieux de la Seiche	136
IV. — Le tube de Malpighi du Dytique	139
Chapitre VIII. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES	144
I. — Vertébrés à reins glomérulaires	144
II. — Lophobranches et Invertébrés	147

DEUXIÈME PARTIE. — ÉTUDE CYTOPHYSIOLOGIQUE

RECHERCHES SUR LA SÉCRÉTION DE L'URÉE ET DES CHLORURES

Chapitre I. — ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION	149
Chapitre II. — TECHNIQUES	159
Chapitre III. — ÉTUDE DE LA SÉCRÉTION DE L'URÉE.....	163
I. — Cas de la Souris.....	163
II. — Cas de la Grenouille	167
III. — Cas des Invertébrés	169
IV. — Conclusions	170
Chapitre IV. — ÉTUDE DE LA SÉCRÉTION DES CHLORURES.....	172
I. — Cas de la Souris.....	172
II. — Cas du Cobaye	178
III. — Cas de la Grenouille	180
IV. — Cas de la Limace.....	186
V. — Conclusions	187

TROISIÈME PARTIE. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

THÉORIES SUR LA SÉCRÉTION RÉNALE

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	193
RÉSUMÉ.....	201
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	206
TABLE DES MATIÈRES.....	215

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

LES VACUOLES DANS LA CELLULE VÉGÉTALE D'APRÈS LES CONCEPTIONS MODERNES

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 11 Décembre 1934.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

IMPRIMERIE R. BUSSIÈRE. — SAINT-AMAND (CHER). — 7-3-1935.
